

**Beitrag zur Klärung
der Wirkungsweise der Gibberellinsäure
beim vegetativen Wachstum**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

**Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel**

von

Jean-Marc Bollag

aus Basel

Bern – Buchdruckerei Bächler & Co. AG – 1960

1959

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

auf Antrag der Herren Professoren

Dr. M. Geiger-Huber

Dr. O. Schüepp

Basel, den 27. Oktober 1959.

Prof. Dr. R. Geigy

Dekan

Separatabdruck aus «Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft»
1960, Band 70

(Als Sonderdruck ausgegeben am 4. März 1960)

**Beitrag zur Klärung
der Wirkungsweise der Gibberellinsäure
beim vegetativen Wachstum**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

**Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel**

von

Jean-Marc Bollag

aus Basel



Beitrag zur Klärung der Wirkungsweise der Gibberellinsäure beim vegetativen Wachstum

Von Jean-Marc Bollag

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Basel)

Eingegangen am 6. November 1959

Inhalt:	Seite
Einleitung	5
Material und Methode	7
Versuchspflanzen	7
Aufzucht der Pflanzen	7
Ausführung der Versuche	8
Bestimmung der optimalen Konzentration von GS und IES für das Längenwachstum	9
A. Untersuchungen über die Wirkung von GS und IES auf das Längenwachstum von <i>Cucumis</i> -Keimlingen	13
1. Einfluß von GS und IES auf verschiedene Teile von <i>Cucumis</i> -Keimlingen	13
2. Einfluß der Länge der Keimlinge auf die Wirkung von GS und IES bei Licht- und Dunkelkulturen	17
3. Einfluß der Temperatur auf die Wirkung von GS und IES	20
4. Einfluß der Saccharose auf die Wirkung von GS und IES	23
B. Wirkung verschiedener Kombinationen von GS und IES auf das Längenwachstum	24
1. Intakte <i>Pisum</i> -Keimlinge	24
2. Etiolierte Epikotylstücke von <i>Pisum</i>	26
3. Hypokotylstücke von <i>Cucumis</i>	27
C. Transport von GS und IES im Keimstengel	29
D. Einfluß von Hemmstoffen und Kinetin auf die Wirkung von GS und IES	31
1. Maleinhydrazin	32
2. Kumin	34
3. Kinetin	36
Diskussion	37
Zusammenfassung	41
Zitierte Literatur	43

Einleitung

In den letzten Jahren wurde durch Isolierung von gibberellin-ähnlichen Substanzen aus höheren Pflanzen klargelegt, daß es sich bei den Gibberellinen nicht nur um Stoffwechselprodukte eines Pilzes handelt, sondern auch um natürliche Phytohormone (West und Phinney 1956, Radley 1956, Phinney et al. 1957, Radley 1958, MacMillan

und Suter 1958). Diese Tatsache ließ sich auch vermuten, weil die Gibberelline durch die Förderung des Sproßwachstums, Unterbrechung des Ruhezustandes von Samen und Knollen, Induktion des Blühens in zahlreiche physiologische Vorgänge der höheren Pflanzen eingreifen, die auch in der Natur bei günstigen Umweltsbedingungen ablaufen. Durch die Möglichkeit, zahlreiche physiologische Aktivitäten zu beeinflussen, ist die Forschung über die Gibberelline in kurzer Zeit zu einem wichtigen Arbeitsfeld in der Pflanzenphysiologie geworden, um so mehr, als man hofft, sie praktisch in der Landwirtschaft verwerten zu können.

Es ist von großem wissenschaftlichem Interesse und von praktischer Wichtigkeit, den Wirkungsmechanismus der Gibberelline in der Pflanze zu ergründen. Bereits sind vier Gibberelline mit verschiedenen chemischen Strukturen bekannt, doch konnte bis jetzt noch kein Unterschied in ihrer physiologischen Aktivität ermittelt werden. Da die Gibberelline manche Ähnlichkeiten mit den Auxinen aufweisen, ist es wohl aufschlußreich, Vergleiche über die Wirksamkeit dieser Hormone durchzuführen, um eventuell bestehende Beziehungen zueinander aufzudecken.

Schon einige Forscher (Brian, Hemming und Radley 1955, Brian und Hemming 1957a und 1957c, Kato 1958a und andere) haben sich mit diesem Problem auseinandergesetzt, doch ist es nicht leicht zu lösen, da es schwierig ist, den Wirkungsmechanismus eines bestimmten Hormones unter den zahlreichen Stoffwechselvorgängen innerhalb einer Pflanze zu untersuchen. Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß diese Frage noch nicht klar beantwortet werden konnte und daß die bis jetzt aufgestellten Hypothesen nicht sämtliche durch Gibberellin hervorgerufenen Effekte erklären können. Darum versuchte ich in dieser Arbeit ebenfalls einen Beitrag zur Aufklärung des Wirkungsmechanismus dieses Phytohormons zu leisten und in der Diskussion mit den bestehenden Hypothesen zu vergleichen.

Die markanteste Eigenschaft der Gibberelline stellt die Förderung des Längenwachstums der Stengel dar; deshalb wählte ich diese Erscheinung zur Untersuchung des gestellten Problems. Viele Pflanzenarten sind mit Gibberellin getestet worden, und beinahe alle reagierten darauf (Marth, Audia und Mitchell 1956). Weitaus die stärkste Wirkung konnte jedoch bei Zwergvarietäten gefunden werden, da hier das Internodienwachstum um 200–400 % zunehmen kann (Brian und Hemming 1955, Phinney 1956). Allgemein tritt der Gibberellineffekt am besten bei jungen Pflanzen auf, die sich noch im Wachstum befinden. Bei der Wahl der Versuchspflanzen berücksichtigte ich diese Feststellungen.

Bis zur Entdeckung der Gibberelline nahm man an, daß vor allem die Wuchsstoffe das Längenwachstum beeinflussen. Es war deshalb nötig, hauptsächlich vergleichende Studien zwischen Gibberellin (Gibberellinsäure = GS) und Wuchsstoff (β -Indolylessigsäure = IES) auszuführen.

Bei intakten Pflanzen liegen sehr komplexe Stoffwechselverhältnisse vor, und es werden ständig neue Wirkstoffe produziert, so daß es schwierig ist, durch die Zugabe eines bestimmten Hormons dessen alleinige Wirksamkeit zu beobachten. Deshalb verwendete ich oft Pflanzenteile zur Erprobung des Effektes. Auf diese Weise konnte ich mit Geweben arbeiten, ohne Zufuhr von Stoffen befürchten zu müssen, die in anderen Organen gebildet worden waren. Es ließ sich somit auch die Abhängigkeit von solchen Stoffen in einem gewissen Grade ausschalten. Doch darf man natürlich nicht die Reaktion von Pflanzenteilen einfach jener von intakten Keimlingen gleichsetzen; besonders nicht bei Zugabe von GS und IES, da man bereits weiß, daß GS oft eine sehr bedeutende Streckung bei intakten Pflanzen bewirkt, wo die IES wenig Einfluß ausübt, während bei abgeschnittenen Stücken mit der gleichen Wachstumszone das Verhalten gerade umgekehrt sein kann.

Material und Methode

Versuchspflanzen

Bei der Wahl der Versuchspflanzen mußte darauf geachtet werden, daß sie leicht aufzuziehen sind, ein deutliches Längenwachstum zeigen und vor allem, daß sowohl IES als auch GS einen deutlichen Einfluß ausüben. Da in jedem Versuch mehrere hundert Pflanzen verwendet wurden, deren Wachstum bei verschiedener Behandlung zu vergleichen war, sollten die einzelnen Pflanzen bei der Aufzucht ein gleichmäßiges Wachstum zeigen.

Zuerst wurde *Cucumis sativus* L. als Versuchspflanze verwendet, und zwar die Sorte «2300 Landgurken, grüne, lange, verbesserte Schlangen» der Firma Haubensak in Basel. Ich wählte diese Pflanze, da sie schon bei früheren Arbeiten am hiesigen Institut (Sutter 1944, Huber 1951) zur Untersuchung des IES-Einflusses verwendet wurde und ich mich auf einige dieser Resultate stütze.

Später benutzte ich *Pisum sativum* L., Zwerg-Markerbsen «Wunder von Kelvedon», für meine Experimente, da sich bei Zwergpflanzen der Einfluß von GS auf das Längenwachstum am deutlichsten zeigt (Brian und Hemming 1955, Bukovac und Wittwer 1956, Brian und Hemming 1958).

Aufzucht der Pflanzen

Die Aufzucht von *Cucumis* erfolgte in gewöhnlicher Knop-Nährlösung, da schon Huber (1951) fand, daß in Erde aufgezogene Pflanzen kein so gleichmäßiges Versuchsmaterial liefern. Die Samen wurden zuerst während 1½ Stunden in fließendem Wasser gequollen und dann in

Molisch-Schalen zur Keimung ausgelegt: In eine Petrischale wurden 5 cm³ Leitungswasser gegeben und eine kleinere Schale hineingestellt, die mittels eines Filtrierpapierstreifens mit dem umgebenden Wasser in Verbindung stand. In diese kleinere Schale wurden die Samen auf eine doppelte Lage Filtrierpapier ausgelegt, so daß sie die optimale Feuchtigkeit erhielten. Die Keimung fand bei völliger Dunkelheit während rund 40 Stunden bei 25° statt, wobei die Keimwurzeln eine Länge von etwa 1,5 cm erreichten. Darauf wurden sie in den Spalt von Glashaltern gesteckt, die in einer rechteckigen Glasschale vom Format 8×16 cm auf zirka 0,5 cm dicken Glasstäben lagen (Huber 1951, Figur 3). Der Raum zwischen dem Boden der Schale und den Haltern wurde mit Knop-Nährlösung gefüllt. In jeder Schale hatten 5 Halter und in jedem Halter 8 Keimlinge Platz, so daß man pro Schale 40 Pflanzen aufziehen konnte. Diese stellte man hierauf in eine Temperatorkammer, in der 25±1 °C und etwa 80 % Luftfeuchtigkeit herrschte. Nach 2 Tagen hatten die Keimstengel die für den Versuch gewünschte Größe erreicht.

Die Zwerg-Markerbsen wurden auf ähnliche Weise aufgezogen. Während 48 Stunden ließ ich sie unter fließendem Wasser quellen, worauf jede Erbse in ein Keimröhrchen gesetzt wurde, wo dann die Wurzel während weiterer 48 Stunden bei 27 °C im Dunkeln auf etwa 4 cm auswuchs. Darauf wurden je 3 Erbsen in einen Glashalter gesteckt und deren 6 auf eine Glasschale mit dem Format 8×16×3,5 cm gelegt, die mit Knop-Nährlösung aufgefüllt war. Die Erbsen wurden während 5 Tagen in einer Temperatorkammer bei 26 °C±1° und bei 70 % Luftfeuchtigkeit aufgezogen.

Wurden die Pflanzen belichtet, so dienten dazu Fluoreszenzröhren. Die jeweilige Beleuchtungszeit wurde dann bei jedem Experiment vermerkt.

Zog man Pflanzen etioliert auf, so wurden die notwendigen Manipulationen bei orangem Licht ausgeführt, das keinen phototropischen Einfluß ausübte; z.B. zeigten die Kotyledonen von Gurken, die sich schon bei sehr kurzer Beleuchtung mit Fluoreszenzröhren aufrichteten, bei orangem Licht keine Reaktion.

Ausführung der Versuche

Wie die Keimlinge von *Cucumis* für die Versuche hergerichtet wurden, wird später (S. 15 ff.) beschrieben.

Die Stücke der Erbsenepikotyle wurden nur von etiolierten Pflanzen genommen, die drei Internodien besaßen, wobei nur das 3. Internodium, welches unmittelbar unter dem 4. Knoten auf 30 mm Länge abgeschnitten wurde, für die Versuche Verwendung fand.

Das Zurechtschneiden der Hypokotyle von *Cucumis* und der Epikotyle von *Pisum* auf eine bestimmte Länge erfolgte mit einem speziellen

Apparat, der ähnlich einer «Guillotine» funktioniert. Hierauf wurden die Teile des Keimlings unmittelbar in die verschiedenen Konzentrationen gebracht. Als Versuchsgefäße dienten Deckeldosen, die einen Durchmesser von 9 cm und eine Höhe von 5 cm aufwiesen, in welche stets 40 cm³ der entsprechenden Lösungen eingefüllt wurden. In jede Deckeldose brachte man 10 Hypokotyle bzw. Epikotyle und ließ die Wirkstoffe während 24 Stunden in einem Thermostaten bei 25 °C auf sie einwirken.

In einem Vorversuch wurde festgestellt, daß durch Schütteln während der Hormonaufnahme keine stärkere Wirkung erzielt wird.

Nach 24 Stunden wurde die Wachstumszunahme auf einer Millimeter-skala auf 0,1 mm genau gemessen, wobei stets der Durchschnitt von mindestens 10 Versuchspflanzen als Resultat einer bestimmten Konzentration gewertet wurde; jeder Versuch wurde wenigstens einmal wiederholt.

Es wurden auch Experimente mit intakten Keimlingen ausgeführt, wobei die Aufzucht unter den erwähnten Bedingungen erfolgte. Die verschiedenen Substanzen wurden dann in die Nährlösung gegeben, so daß die Aufnahme durch die Wurzeln erfolgte. Bei den intakten Gurkenkeimlingen wurde die Länge vom Wurzelhals bis zum Ansatz der Kotyledonen, bei den Erbsen die gesamte Sproßlänge in Zentimetern gemessen.

Wenn bei einem Vergleich von zwei Ergebnissen bemerkt wird, daß ein signifikanter Unterschied besteht, so heißt dies stets, daß die Signifikanz nach dem t-Test gesichert wurde: $P < 0,01$ (Fisher 1946).

Bestimmung der optimalen Konzentration von GS und IES für das Längenwachstum

a) *Reaktion auf Gibberellinsäure.* Da bei den Versuchen immer darauf geachtet wurde, daß man mit dem betreffenden Pflanzenhormon den größten Wirkungsgrad erreichte, wurde zunächst die Optimumkurve ermittelt. Es ist bekannt, daß neben der Gibberellinsäure auch verschiedene Gibberelline vorhanden sind, die noch nicht alle rein hergestellt wurden. Da sich zu Beginn dieser Arbeit die Frage stellte, ob sich die erhältlichen «Gibberelline» in ihrer Wirkweise auf die hier untersuchten Objekte unterscheiden, wurden zunächst einige Handelsmarken untersucht.

Sämtliche Gibberellinpräparate wurden zuerst in wenigen Tropfen Alkohol gelöst und dann mit 1/5 Knop-Nährlösung bis zur gewünschten Konzentration verdünnt. Zur Herstellung der Knop-Nährlösung verwendete ich stets im Ionenaustauscher entsalztes Wasser (spez. Widerstand $> 4 \cdot 10^6 \Omega$). Überhaupt wurden alle Substanzen in 1/5 Knop gegeben, so daß stets ein pH von etwa 5,0 für die Hormonaufnahme der abgeschnittenen Pflanzenteile vorlag. Wie Galston und Hand (1949) herausfanden, hat eine Verschiebung des pH in diesem Gebiet keinen wesentlichen Einfluß auf das Längenwachstum. – Da über die Haltbarkeit von Lösungen der Gibberellinsäure keine genauen Angaben erhältlich

waren, wurde bei jedem Versuch die gewünschte GS-Konzentration neu hergestellt. Die Gibberelline in Pulverform wurden ständig in einem Kühlschrank in Dunkelheit aufbewahrt.

Tabelle 1

Einfluß verschiedener Gibberelline auf das Längenwachstum etiolierter Erbseninternodien
Zuwachs in Millimetern während 24 Stunden bei 25 °C; ursprüngliche Länge der Internodien: 3 cm; Mittelwert von 20 Erbseninternodien

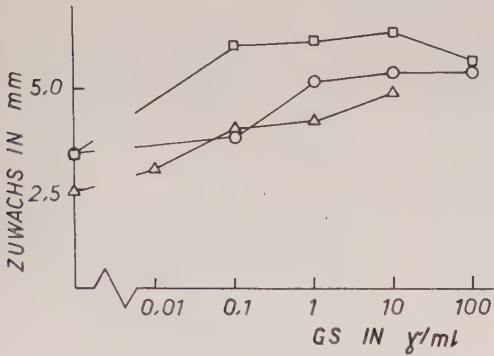
Gibberelline ¹	Konzentration in γ /ml		
	1	10	100
Gibberellic Acid (Eli Lilly 88,9 % Reinheit)	3,9	4,8	3,6
Gibberellin aus Japan (Hauptsächlich A1 und A3 Meiji Milk Products Co. Ltd. 90 % Gibberellin)	4,2	4,5	3,8
Gibberellic Acid (Plant Protection Ltd.).....	4,5	4,6	4,9
K-Salz der Gibberellinsäure Gibrel (Merck & Co.). Reinheit 82 %	4,3	4,2	3,5
Gibberellic Acid NURB 3905-128 A (F.H.Stodola)	3,5	4,7	3,1
Kontrolle ohne Gibberellin	2,2	2,7	

¹ Die Reinheit entspricht den Angaben der betreffenden Firmen.

Wie man aus Tabelle 1 ersieht, zeigten die Gibberellinpräparate in allen geprüften Konzentrationen einen deutlichen Einfluß auf das Längenwachstum von Internodienstücken etiolierter Erbsen. Auch bei intakten Erbsenpflanzen, wo die Zuführung der GS durch die Nährlösung erfolgte, ließen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Gibberellinen ermitteln. Der Einfluß von GS zeigte sich bei den Erbsen bereits nach einem Tag, hingegen konnte bei intakten Gurkenpflanzen kein Einfluß festgestellt werden, wie später noch erläutert wird.

Wie bereits aus Tabelle 1 und vor allem aus Figur 1 hervorgeht, liegt in bezug auf den Einfluß von verschiedenen GS-Konzentrationen ein ziemlich «breites» Optimum vor, und erst bei 200 γ GS/ml wird deutlich eine überoptimale Konzentration erreicht. Dieses Experiment wurde mehrmals wiederholt, und die Wirkung von GS war immer eindeutig, hingegen variierte die Stärke des Einflusses von Experiment zu Experiment. Meistens wurde das Optimum bei 1 γ /ml erreicht, doch kam es

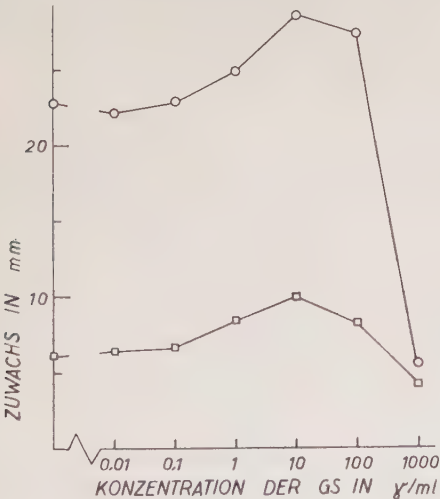
auch vor, daß bereits bei 0,1 γ / GS/ml (Figur 1) der maximale Längenzuwachs zu verzeichnen war. Diese Schwankungen scheinen mit dem verschiedenen Entwicklungszustand der Keimlinge in Zusammenhang zu stehen.



Figur 1
Pisum sativum (Zwergvarietät):
Einfluß von Gibberellinsäure auf
das Längenwachstum etiolierter
Epikotylstücke
Die Kurven entsprechen verschie-
denen Versuchsreihen

Bei etiolierten, abgeschnittenen *Cucumis*-Hypokotylen wurde auch der Einfluß von sehr hohen GS-Konzentrationen untersucht. Wie aus Figur 2 hervorgeht, lag hier das Optimum deutlich bei 10 γ GS/ml; 100 γ GS/ml war leicht überoptimal, wogegen 500 γ GS/ml, 1000 γ GS/ml und 2000 γ GS/ml toxisch wirkten.

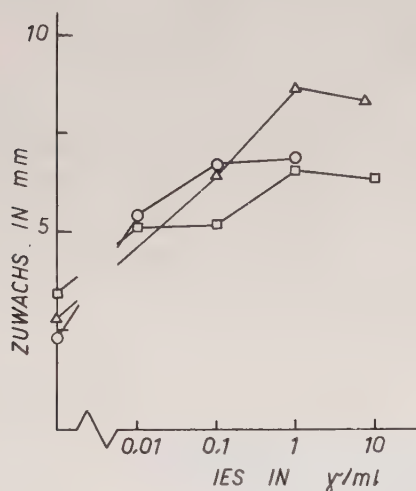
b) *Reaktion auf β -Indolyllessigsäure.* Da in den folgenden Versuchen oft verschiedene Konzentrationskombinationen von GS und IES geprüft wurden, mußte auch die optimale Konzentration von IES bei beiden Pflanzen neu getestet werden.



Figur 2
Cucumis sativus: Einfluß von Gib-
berellinsäure auf das Längen-
wachstum etiolierter Hypokotyl-
Stücke

Ursprüngliche Länge der
Hypokotyle:
□ — □ 4 cm, ohne Kotyledonen
○ — ○ 4 cm, mit Kotyledonen

Als Wuchsstoff wurde Indolyl-3-Essigsäure (IES) der Firma F. Hoffmann-La Roche & Co. in Basel verwendet, wobei ich stets darauf achtete, daß die Substanz im Dunkeln aufbewahrt wurde. Als Lösungsmittel diente ebenfalls 1/5 Knop-Nährlösung.

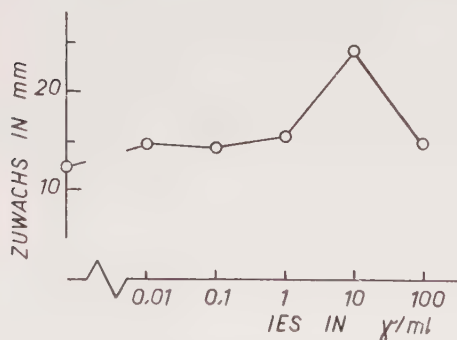


Figur 3

Pisum sativum (Zwergvarietät): Einfluß von Indollessigsäure auf das Längenwachstum etiolierter Epikotylstücke

Die Kurven entsprechen verschiedenen Versuchsreihen

Bei einer Einwirkungszeit von 24 Stunden lag das Optimum der IES-Konzentration bei ungefähr 10 γ/ml . Höhere Konzentrationen wirkten toxisch, was durch eigenartige Krümmungen oder «aufgeweichtes» Aussehen der Stengelstücke zum Ausdruck kam. Auch hier verschob sich die Reaktionsgröße von Experiment zu Experiment, doch lag die optimale Konzentration bei etiolierten *Pisum*-Epikotylen gewöhnlich bei 1 γ IES/ml (Figur 3) und bei *Cucumis*-Hypokotylen bei 10 γ IES/ml (Figur 4).



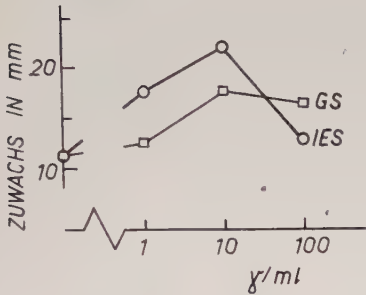
Figur 4

Cucumis sativus: Einfluß von Indollessigsäure auf das Längenwachstum etiolierter Hypokotylstücke

Hypokotyle ohne Kotyledonen, ursprüngliche Länge: 60 mm, in der Lösung 100 γ/ml IES sterben die Gewebe ab

Wie Figur 5 zeigt, konnte also mit verschiedenen IES-Konzentrationen eine klare Optimumkurve erzielt werden, während GS in Konzen-

trationen von 1, 10 und 100 γ /ml wohl einen signifikanten Unterschied gegenüber der Kontrolle aufweist, aber in diesem Falle keinen so starken Wachstumseffekt verursachte wie die verschiedenen IES-Konzentrationen.



Figur 5

Cucumis sativus: Einfluß von Gibberellinsäure und Indoleessigsäure auf das Längenwachstum grüner Hypokotylstücke

Aufzucht der Keimlinge bei 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit. Die Hormonaufnahme dauerte 24 Stunden im Dunkeln. Hypokotyle ohne Kotyledonen, ursprüngliche Länge: 60 mm

A. Untersuchungen über die Wirkung von GS und IES auf das Längenwachstum von *Cucumis*-Keimlingen

1. Einfluß von GS und IES auf verschiedene Teile von *Cucumis*-Keimlingen

Um festzustellen, auf welche Weise das Streckungswachstum der *Cucumis*-Hypokotyle durch die verschiedenen Organe, wie Kotyledonen, Plumula und Wurzel, beeinflusst wird und unter welchen Bedingungen (Einfluß der in den einzelnen Organen gebildeten Stoffe) vor allem die zugeführte GS und IES zur Auswirkung gelangen, wurden ganz verschiedene Teile des Keimlings der Hormonwirkung ausgesetzt.

Es wurden im gesamten sechs verschiedene Behandlungsarten der *Cucumis*-Keimlinge angewendet (vgl. Figur 6).

1. *Einfluß auf intakte Pflanzen.* Bevor an irgendwelche Eingriffe gedacht werden konnte, mußte zunächst der Einfluß von IES und GS auf intakte Pflanzen ermittelt werden. Die Aufzucht der Pflanzen erfolgte, wie unter «Methode» beschrieben wurde. Die Hormongaben hingegen wurden auf verschiedene Arten ausprobiert:

- IES und GS wurden in die Nährlösung gegeben;
- die Pflanzen wurden mit den beiden Substanzen besprüht;
- die gesamte Pflanze wurde in die Hormonlösung hineingelegt und nach 24 Stunden die Längenzunahme gemessen (Figur 6).

Bei den drei erwähnten Methoden der Hormonzugabe konnte keine Wirkung der GS beobachtet werden, wobei jedoch zu bedenken ist, daß

	KON- TROLLE	IES 10 γ /ml	GS 10 γ /ml	GS/IES 10 γ /ml	
INTAKTE KEIMLINGE	37.9	16.1	33.8	17.7	
HYPOKOTYLSTÜCKE MIT WACHSTUMS - ZONE	7.5	15.9	9.6	15.7	
HYPOKOTYLSTÜCKE MIT PLUMULA	10.8	16.1	11.2	14.2	
HYPOKOTYLSTÜCKE MIT KOTYLEDONEN UND PLUMULA	16.6	20.1	23.1	21.2	
KEIMLINGE OHNE KOTYLEDONEN UND PLUMULA	11.3	14.6	18.3	16.9	
HYPOKOTYLSTÜCKE OHNE WACHSTUMS - ZONE	0	0	0	0	

Figur 6

Cucumis sativus: Einfluß von Gibberellinsäure und Indolessigsäure auf verschiedene Teile des Keimlings

Aufzucht der Pflanzen bei 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit. Die Hormonaufnahme fand während 24 Stunden bei 25 °C im Dunkeln statt. Angabe des Zuwachses in Millimetern; Mittelwert von 20 Messungen

Die schwarz gezeichneten Teile wurden abgeschnitten und mit den Versuchslösungen behandelt; die Meßstrecke zeigt die Zone an, deren Wachstum gemessen wurde

die Pflanzen unter den geschilderten Aufzuchtbedingungen nur während weniger Tage beobachtet wurden, d. h. solange sich noch keine Laubblätter entwickelt hatten. Figur 6 legt klar, daß in GS untergetauchte, intakte Pflanzen keine besondere Längenzunahme aufwiesen. Die Konzentration von 10 γ /ml IES hingegen wirkte allein wie auch mit GS stark hemmend.

Verschiedene Forscher (Brian et al. 1954, Bukovac und Wittwer 1956, Kato 1958a) stellten jedoch fest, daß GS eine Wirkung auf *Cucumis* ausübt, indem die übliche Internodienverlängerung auftritt. Dieser Befund konnte bei der in dieser Arbeit verwendeten Gurkensorte auch bestätigt werden, wenn die Pflanzen in einem Gemisch von $\frac{1}{2}$ Torf und $\frac{1}{2}$ Sand gezogen wurden. Ich verwendete dabei die gleichen GS-Konzentrationen wie in den oben erwähnten Versuchen, jedoch mußten die Pflanzen während mehr als nur 6 Tagen beobachtet werden.

2. *Einfluß auf abgeschnittene Hypokotyle.* Da die Kotyledonen und die Plumula als wichtige Wuchsstoffquellen in Frage kommen, mußte die Wirkung von GS und IES auf die Hypokotyle beobachtet werden, wenn Keimblätter und Plumula abgeschnitten waren. Zu diesem Zweck wurden die Keimblätter mit einer Rasierklinge unmittelbar an ihrer Basis abgetrennt und 3,0 cm unter dieser Stelle der untere Teil des Hypokotyls mit der Wurzel entfernt (siehe Figur 6). In Vorversuchen wurde die Länge der Wachstumszone ermittelt, damit diese noch ganz in dem zum Experiment verwendeten Hypokotylteil blieb.

Ich verwendete in diesem Versuch nur Hypokotyle, deren Länge 3 bis 4,5 cm betrug.

Abgeschnittene Hypokotyle reagierten sehr stark auf IES, und ihr Zuwachs betrug bei 10 γ IES/ml etwa 200% im Vergleich mit der Kontrolle (Figur 4 und Figur 6). GS hatte auch stets eine signifikante Längenzunahme gegenüber der Kontrolle zur Folge, doch erreichte sie bei weitem nicht die Wirkung von IES. Wurden GS und IES zur gleichen Zeit in die Lösung gegeben, so kam nur die Wirkung der IES zum Ausdruck. Wie später noch berichtet wird, wurden noch andere Kombinationen von verschiedenen Konzentrationen von GS und IES bei dieser Behandlungsart der Hypokotyle geprüft. Es ließ sich jedoch auch dann keine synergistische Wirkung der beiden Substanzen ermitteln, nicht einmal eine additive Zunahme, die durch die GS verursacht wurde.

3. *Einfluß auf abgeschnittene Hypokotyle mit Plumula.* Zu diesem Versuch schnitt man etwa 1,5 mm vom unteren Teil der Kotyledonen ab, so daß die Plumula unverletzt dem Hypokotyl erhalten blieb. Von der deutlich gekennzeichneten Ansatzstelle der Kotyledonen wurden dann 3 cm abgemessen und ebenfalls der untere Teil mit den Wurzeln abgetrennt.

Wie die Ergebnisse auf Figur 6 zeigen, hat die Plumula keinen Einfluß auf das Längenwachstum. Die Ergebnisse entsprechen denjenigen der Hypokotyle ohne Plumula.

4. *Einfluß auf abgeschnittene Hypokotyle mit Kotyledonen.* Wenn die Kotyledonen nicht vom Hypokotyl getrennt wurden, sondern wenn man lediglich von der Ansatzstelle der Kotyledonen 3 cm abmaß und den unteren Teil abschnitt, so wiesen die Hypokotyle das stärkste Längenwachstum auf, wenn man von denen intakter Pflanzen absieht.

Interessanterweise konnte bei dieser Behandlungsart ein *stärkerer Zuwachs mit GS als mit IES* erhalten werden (s. Figur 6).

Die Ursache zu diesem Resultat liegt vermutlich darin, daß die Kotyledonen, die als wichtige Wuchsstoffspeicher betrachtet werden, mit dem hinzugefügten IES einen überoptimalen Wuchsstoffgehalt hervorriefen, der gegenüber den andern erzielten IES-Effekten dadurch eher hemmend wirkte.

Bei diesem Experiment könnte nun die These von Brian und Hemming (1958) zur Anwendung gebracht werden, daß GS nur dann wirkt, wenn ein Wuchsstoff vorhanden ist. Da aber bei abgeschnittenen Hypokotylen und beim Zusatz von GS und IES die Wirkung von GS nicht zur Auswirkung gelangt, könnte die von Brian aufgestellte These bei diesem Versuch in der Weise modifiziert werden, daß GS nur dann wirkt, wenn *nativer* Wuchsstoff vorliegt.

5. *Einfluß auf Gurkenkeimlinge ohne Kotyledonen.* Man dekapitierte Gurkenkeimlinge unmittelbar unter ihren Kotyledonen, maß von dort genau 3 cm ab, markierte diese Stelle mit einem Punkt (Reibtusche) und ließ sie in der Knop-Nährlösung weiterwachsen. Die frischen Wundstellen bestrich man mit Lanolin, wobei je eine Kontrolle, eine 1-%-GS und 1-%-IES-Paste verwendet wurde. So stellte man nach 24 Stunden folgendes Wachstum im Dunkeln fest:

Ohne Lanolin	3,5 mm Zuwachs
Mit Lanolin	4,1 mm Zuwachs
1 % GS	8,0 mm Zuwachs
1 % IES	14,5 mm Zuwachs

Diese Zahlen stellen das Mittel von je 20 *Cucumis*-Pflanzen dar. Wir stellen also eine fördernde Wirkung der GS-Paste fest, während IES den Zuwachs noch erheblich steigerte.

Bestrich man die Hypokotyle nicht mit Lanolinpaste, sondern legte die dekapitierten Keimlinge in die betreffenden Lösungen, so wurde ebenfalls (s. Figur 6) von IES als auch von GS eine deutliche Längenzunahme gegenüber der Kontrolle bewirkt.

Hier ist der Effekt von GS besonders auffällig. Das Gemisch von GS und IES hatte keine weitere Längenzunahme zur Folge, sondern lag in einigen Versuchen sogar noch unter der bloßen Wirkung von GS, aber stets über derjenigen von IES. Vlitos und Meudt (1957) haben eine ähnliche Frage bei Erbsenkeimlingen untersucht, sind jedoch zu ganz anderen Ergebnissen gelangt. In ihren Versuchen dekapitierten sie ebenfalls die Sproßspitze, doch war dann nur noch ein geringes Wachstum festzustellen, und die GS hatte keine signifikante Wirkung zur Folge.

Eine Erklärung zu meinem Versuch konnte nicht gefunden werden. Sind die dekapitierten Gurken imstande, Wuchsstoff aus der Wurzel zu beziehen, wonach die von Brian aufgestellte These noch eine gewisse Gültigkeit besäße, oder spielen hier noch andere Faktoren eine Rolle?

Die Frage konnte noch nicht gelöst werden, doch scheint es mir, daß dieser Versuch darauf hindeutet, daß der Wirkungsmechanismus der GS mit der Dreifaktorenhypothese (Brian und Hemming 1958) nicht erschöpfend erklärt wird. Dieser Versuch scheint auch darauf hinzuweisen, daß die GS bei Gurken und Erbsen verschiedene Reaktionen auslöst.

6. Einfluß auf abgeschnittene Hypokotyle ohne Wachstumszone. Von Pflanzen, die ein Alter von 10 Tagen aufwiesen und eine durchschnittliche Höhe von 17 cm besaßen, schnitt man vom unteren Teil des Hypokotyls 3 cm lange Stücke, die aber nach Figur 6 in den verschiedenen Lösungen überhaupt kein Wachstum aufwiesen.

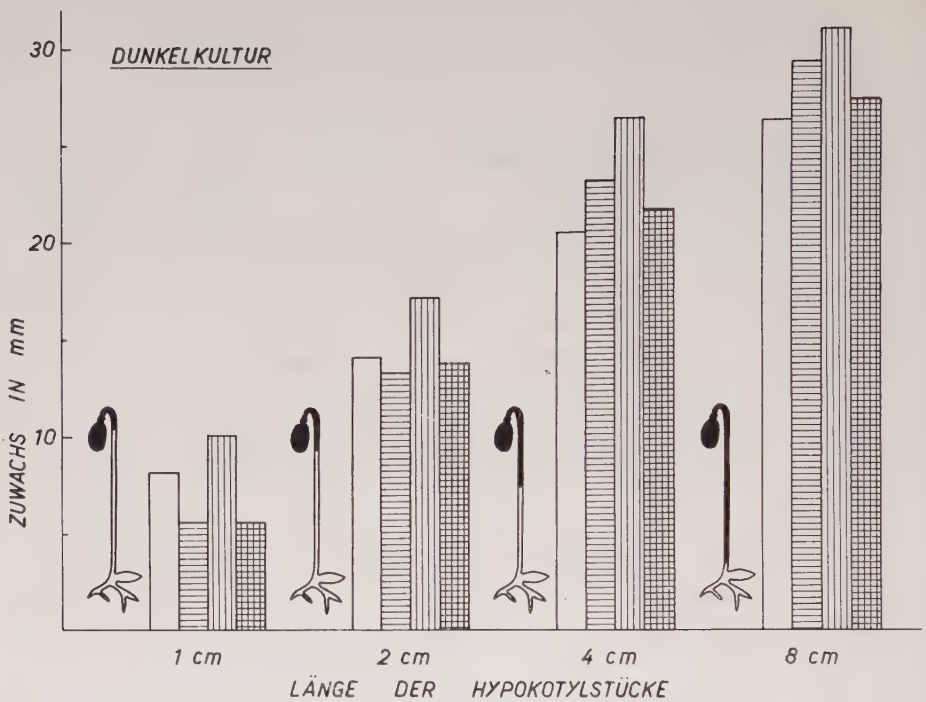
Weder IES noch GS haben einen wachstumsfördernden Einfluß auf Hypokotylteile, die außerhalb der Wachstumszone liegen.

2. Einfluß der Länge der Keimlinge auf die Wirkung von GS und IES bei Licht- und Dunkelkulturen

Wenn die Gurkenkeimlinge unter den geschilderten Aufzuchtbedingungen nach zwei bis zweieinhalb Tagen die gewünschte Größe von 6–8 cm resp. 8–10 cm (Ansatz der Kotyledonen bis Wurzelhals) erreicht hatten, wurden sie zum Versuch verwendet. Es stellte sich nun die Frage, ob unterschiedliche Länge der abgeschnittenen Hypokotyle sich durch die Behandlung mit GS und IES verschieden beeinflussen lasse.

Um dies zu klären, benützte ich Gurkenkeimlinge, die eine Länge von 8–10 cm aufwiesen. Ich schnitt davon die Hypokotyle mit ihren Kotyledonen auf 1, 2, 4 und 8 cm Länge ab (vom Ansatz der Kotyledonen in basaler Richtung gemessen) und legte sie in Deckeldosen, welche die verschiedenen Lösungen enthielten. Neben der Kontrolle wählte ich die in Vorversuchen als optimal wirkenden Konzentrationen von GS, IES und einer Kombination von GS und IES.

Der Versuch wurde sowohl mit in Licht als auch in Dunkelheit aufgezogenen Pflanzen durchgeführt. Die Einwirkung der Versuchslösungen, welche 24 Stunden dauerte, erfolgte bei allen Keimstengeln im Dunkeln.



Figur 7

Cucumis sativus: Wirkung von Indolessigsäure und Gibberellinsäure auf Hypokotylstücke (mit Kotyledonen) verschiedener Anfangslänge. Aufzucht im Dunkeln

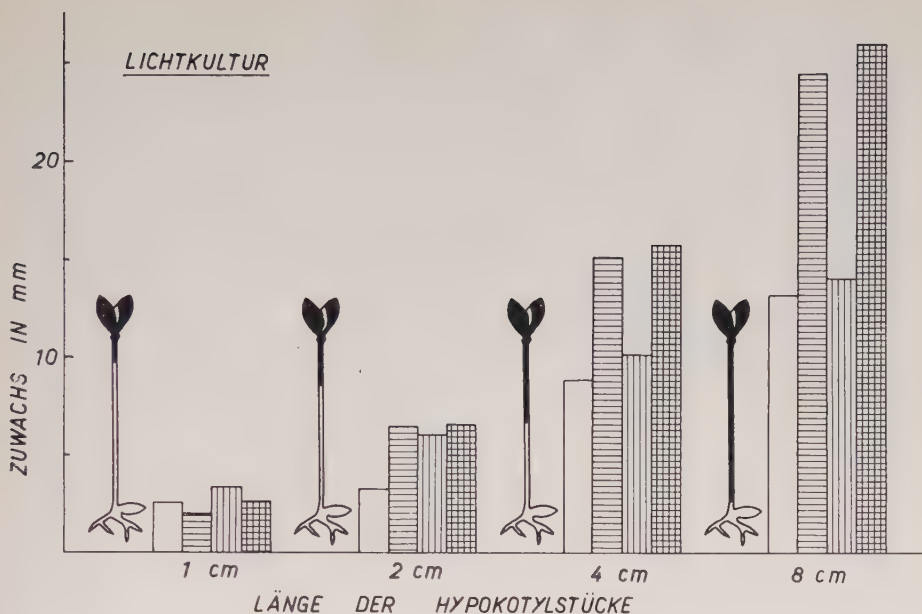
weiß:	Kontrolle
waagrecht schraffiert:	IES 10 µ/ml
senkrecht schraffiert:	GS 10 µ/ml
gekreuzt:	IES 10 µ/ml und GS 10 µ/ml

Der bei den Keimlingen schwarz gezeichnete Teil wurde abgeschnitten und während 24 Stunden im Dunkeln in die verschiedenen Hormonlösungen gelegt

Mit zunehmender Länge der Hypokotyle erhöhte sich natürlich auch immer die Wachstumsquote in sämtlichen Versuchslösungen (Figur 7 und Figur 8). Interessant in diesem Experiment ist vor allem die Tatsache, daß die GS bei in Dunkelheit gezogenen Pflanzen bei allen Längen eine stärkere Längenzunahme gegenüber den andern Lösungen aufwies (Figur 7), während bei den im Licht gewachsenen Keimlingen diese Tatsache nur bei den 1 cm langen Hypokotylstücken zu beobachten war (Figur 8).

Die IES hingegen verursachte vor allem bei den grünen, d. h. belichteten Keimstengeln (ursprüngliche Länge 4 und 8 cm) eine sehr starke

LICHTKULTUR



Figur 8

Cucumis sativus: Wirkung von Indolessigsäure und Gibberellinsäure auf Hypokotylstücke (mit Kotyledonen) verschiedener Anfangslänge

Aufzucht im Licht (12 Stunden Licht, 12 Stunden Dunkelheit)

weiß: Kontrolle
 waagrecht schraffiert: IES 10 γ/ml
 senkrecht schraffiert: GS 10 γ/ml
 gekreuzt: IES 10 γ/ml und GS 10 γ/ml

Der bei den Keimlingen schwarz gezeichnete Teil wurde abgeschnitten und während 24 Stunden im Dunkeln in die verschiedenen Hormonlösungen gelegt

Längenzunahme, wesentlich mehr als die GS (Figur 8), während ihr Effekt bei den etiolierten Hypokotylen viel schwächer war.

Aus dem Vergleich dieser beiden Versuche kann man folgende Schlüsse ziehen:

Die etiolierten Hypokotyle wachsen bei allen Längen und in allen Versuchslösungen absolut besser als die grünen. Die GS verursacht unter allen Bedingungen eine signifikante Längenzunahme, während die IES bei 1 cm (auch 2 cm langen etiolierten) Hypokotylen mit ihren Kotyledonen eher hemmend wirkt. Die letztere Tatsache kann vermutlich durch Entstehung einer überoptimalen IES-Konzentration im kurzen Stengelstück wegen der wuchsstoffreichen Kotyledonen erklärt werden. Die Ursache für die äußerst starke Wirkung von IES bei 4 cm und vor allem 8 cm langen grünen Hypokotylen (Figur 8) besteht wahrscheinlich darin,

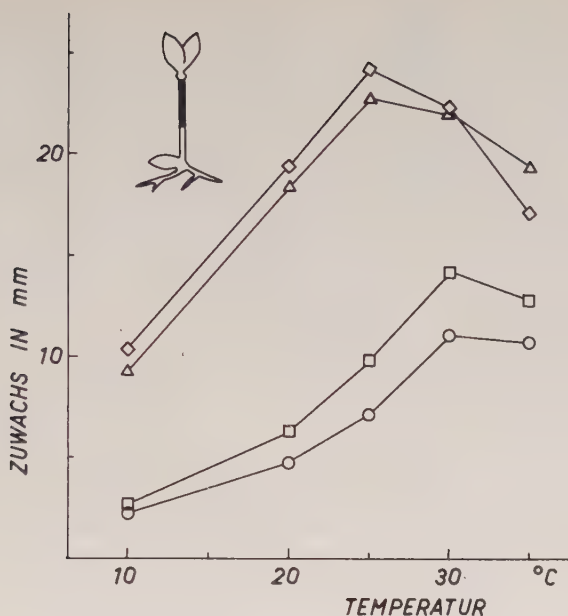
daß die durch das Licht verursachte verminderte Wuchsstoffempfindlichkeit (Huber 1951) durch das exogen applizierte IES aufgehoben wird, was bei der GS nicht der Fall ist. Wir haben hier also bei Pflanzenteilen das Gegenteil festgestellt von dem, was bei intakten Erbsenpflanzen gefunden wurde (Lockhart 1956), daß nämlich die durch das Licht verursachte Hemmung mit einer IES-Behandlung aufgehoben wird, während GS keine ähnliche Wirkung ausübt. Diese Tatsache stimmt wiederum damit überein, daß IES vor allem bei Pflanzenteilen, GS hingegen vor allem bei intakten Pflanzen, wo der ganze Stoffwechsel nicht gestört wird, das Längenwachstum stärker beeinflußt. Der stärkere Einfluß der IES bei längeren Hypokotylen stimmt auch mit den Ergebnissen von Purves und Hillman (1958) bei Erbsenpflanzen überein. Sie beobachteten, daß mit zunehmender Entfernung vom Apex das endogene Wachstum reduziert wird und die Empfindlichkeit gegenüber IES größer ist im Vergleich zur GS.

Die Kombination von 10 γ IES und 10 γ GS/ml wich nie signifikant von der alleinigen Wirkung von IES ab. Selbst wenn die GS deutlich einen Zuwachs hervorrief, kam sie in Kombination mit IES nicht mehr zum Ausdruck. Die IES dominierte immer, und die GS rief keine ergänzende Wirkung hervor.

3. Einfluß der Temperatur auf die Wirkung von GS und IES

Da alle Lebensvorgänge und im speziellen das Wachstum bei bestimmten optimalen Temperaturen besonders rasch ablaufen, wäre es interessant, zu wissen, ob GS und IES bei der gleichen Temperatur ihre stärkste Wirkung ausüben, um daraus auf ihre gegenseitige Beziehung zu schließen. Es wurde deshalb der Einfluß von verschiedenen Temperaturen auf die Wirkung von GS und IES bei abgeschnittenen *Cucumis*-Keimstengeln untersucht. Die Aufzucht der Gurken bei den Temperaturversuchen erfolgte bei 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit bei 25 °C. Nur während der Hormonaufnahme von 24 Stunden im Dunkeln wurden die Hypokotyle den verschiedenen Temperaturen ausgesetzt.

In Figur 9 sind die Ergebnisse für die Versuchsreihe mit «abgeschnittenen Hypokotylen ohne Kotyledonen» dargestellt. Es ist daraus leicht ersichtlich, daß die IES in der Konzentration von 10 γ /ml bei allen gemessenen Temperaturen ein viel stärkeres Wachstum der Hypokotyle zur Folge hatte als die GS bei entsprechender Konzentration. Es wurde jedoch auch festgestellt, daß sich bei allen Temperaturen die fördernde Wirkung der Gibberellinsäure gegenüber der Kontrolle bei einem Signifikanzniveau von $P < 0,01$ statistisch sichern ließ. Dieselbe Beobachtung machte auch Lockhart (1958) bei Erbsenkeimlingen, daß durch die GS bei allen geprüften Temperaturen das Wachstum gefördert wurde.



Figur 9

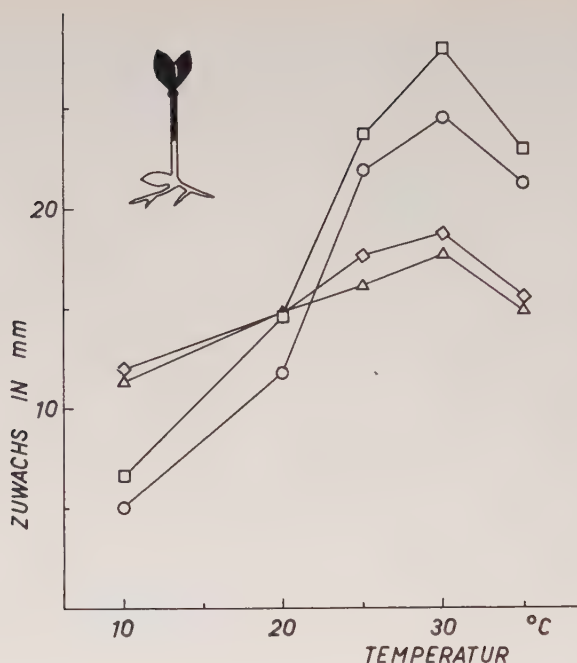
Cucumis sativus: Einfluß von Indolelessigsäure und Gibberellinsäure auf das Längenwachstum von Hypokotylstücken (ohne Kotyledonen) in Abhängigkeit von der Temperatur
Aufzucht im 12-Stunden-Tag

Die Hypokotyle (ursprüngliche Länge: 60 mm) wurden während 24 Stunden im Dunkeln in die betreffenden Hormonlösungen eingelegt und hierauf der Zuwachs gemessen

- Kontrolle
- △—△ IES 10 µ/ml
- GS 10 µ/ml
- ◇—◇ IES 10 µ/ml und GS 10 µ/ml

Ein anderes Ergebnis trat jedoch auf, wenn die Kotyledonen nicht von den abgeschnittenen Hypokotylen getrennt wurden (Figur 10). Es zeigte sich dann, daß bei niedrigerer Temperatur (10 °C) die IES ein stärkeres Wachstum hervorrief, hingegen bei 25 °C und 30 °C ergab sich eine deutliche Hemmung gegenüber der Kontrolle. Die GS dagegen bewirkte bei sämtlichen Temperaturen eine signifikante Längenzunahme gegenüber den in 1/5 Knop-Lösung getauchten Keimstengeln.

Bei den offenbar wuchsstoffärmeren Hypokotylen ohne Kotyledonen (Figur 9) finden wir mit der IES also stets eine fördernde Wirkung auf das Längenwachstum, während sie in wuchsstoffreicheren Geweben (Hypokotyle + Kotyledonen) bei höheren Temperaturen eine hemmende Wirkung ausübt. GS hatte bei den verschiedenen Temperaturen nie einen



Figur 10

Cucumis sativus: Einfluß von Indolessigsäure und Gibberellinsäure auf das Längenwachstum von Hypokotylstücken (mit Kotyledonen) in Abhängigkeit von der Temperatur
Aufzucht wie unter Figur 9 beschrieben

- Kontrolle
- △—△ IES 10 γ/ml
- GS 10 γ/ml
- ◇—◇ IES 10 γ/ml und GS 10 γ/ml

hemmenden Einfluß. Ob für die Einwirkung der GS im speziellen eine optimale Temperatur besteht, konnte im vorliegenden Versuch nicht ermittelt werden. Neely und Phinney (1957) stellten die größte Empfindlichkeit gegenüber Gibberellin bei einer Zwergsorte von Mais bei 30° C fest; auch in meinen Versuchen scheint dies der Fall zu sein, doch ließ sich diese Feststellung nicht statistisch sichern ($P < 0,05$).

Die Kombination von 10 γ IES/ml + 10 γ GS/ml richtete sich wiederum vollkommen nach dem IES-Einfluß, und derjenige der GS wurde überdeckt.

Es zeigt sich also auch in den Temperaturversuchen keine Beziehung zwischen GS und IES, denn wenn man die beiden Kurven von Figur 9 und Figur 10 vergleicht, erkennt man den verschiedenartigen Einfluß der beiden Hormone auf das Längenwachstum.

4. Einfluß der Saccharose auf die Wirkung von GS und IES

Galston und Hand (1949) zeigten in ihren Experimenten, daß 1 bis 2% Saccharose das Wachstum der Internodienstücke von Erbsen im Dunkeln sowohl in Anwesenheit als auch in Abwesenheit von IES deutlich steigerte. Da andere Forscher keine Förderung durch Saccharose-Zugabe feststellten, befaßten sich Purves und Hillman (1958) genauer mit dieser Frage. Sie fanden, daß die Internodienlänge und ihr Abstand von der Sproßspitze von großer Bedeutung sind für den Saccharose-Einfluß. Je länger ein Sproßstück ist, desto geringer ist die Empfindlichkeit für Saccharose.

Ich untersuchte deshalb Gurkenhypokotyle (+Kotyledonen) mit Längen von 1 cm, 2 cm, 3 cm, 4 cm auf ihre Saccharose-Empfindlichkeit, doch reagierten alle auf die gleiche Weise. Mit steigender Saccharosekonzentration (0,25–4%) konnte eine dazu proportional laufende Hemmung festgestellt werden (Tabelle 2), wogegen Galston und Hand (1949) nur eine Hemmung von 4% an feststellten.

Brian und Hemming (1958a) fanden ebenfalls bei Erbsenstengeln, daß 2% Saccharose immer das Wachstum in Gegenwart von optimalen IES-Konzentrationen förderte, aber in Abwesenheit von Wuchsstoff nicht wirkte. Auch mit GS konnten sie manchmal eine «Interaction» mit Saccharose beobachten. Hayashi und Murakami (1954) berichten sogar, daß Gibberellin auf Blätter von *Avena* nur in Gegenwart von Saccharose wirksam ist.

Tabelle 2

Cucumis sativus: Einfluß von GS und IES auf das Längenwachstum von Hypokotylstücken mit Kotyledonen bei Zugabe von Saccharose

Aufzucht der Keimlinge bei 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit. Ursprüngliche Länge der Hypokotyle (mit Kotyledonen): 30 mm

Einwirkung der verschiedenen Substanzen während 24 Stunden bei 25 °C im Dunkeln. Angabe des Zuwachses in Millimetern. Mittelwert von 10 Pflanzen

	Saccharosekonzentration					
	0	0,25%	0,5%	1%	2%	4%
Kontrolle	14,0	14,2	12,9	11,0	10,6	4,9
GS 10 γ /ml	16,9	15,5	15,4	14,8	12,2	5,5
IES 10 γ /ml	16,8	14,6	14,2	12,6	8,5	4,9
GS+IES je 10 γ /ml.	17,1	14,9	15,1	12,9	9,3	5,0

Wie wir wiederum aus Tabelle 2 ersehen, konnten in diesem Experiment keinerlei Beziehungen zwischen GS und Saccharose oder IES und Saccharose konstatiert werden. Die Hemmung fand auch bei Anwesenheit von GS und IES statt, doch stellte sich der wachstumsfördernde

Einfluß dieser beiden Hormone im gleichen Verhältnis wie gegenüber dem Versuch ohne Saccharose ein. Es darf hieraus wohl geschlossen werden, daß kein Zusammenhang zwischen der Wirkung von Saccharose und derjenigen von GS und IES besteht. Es scheint, daß sie bei *Cucumis*-Hypokotylen unabhängig voneinander einen Einfluß auf das Längenwachstum ausüben.

B. Wirkung verschiedener Kombinationen von GS und IES auf das Längenwachstum

Brian und Hemming (1957a, 1958) konnten mit GS bei Erbseninternodienstücken im Licht nur selten eine signifikante Wachstumszunahme gegenüber der Kontrolle feststellen. IES hingegen bewirkte eine deutliche Längenzunahme bei einer optimalen Konzentration von $10\gamma/\text{ml}$. In Gegenwart einer solchen IES-Konzentration rief GS einen verstärkten Effekt hervor. Es konnte eine hochsignifikante Wechselwirkung zwischen GS und IES erwiesen werden. Daraus schlossen sie, daß die Wirkung von GS auf das Zellenwachstum von der Anwesenheit von IES abhängt. Auch Kuse (1958) demonstrierte in seinen Experimenten mit Blattstielen von *Ipomoea batatas*, daß Gibberellin nur in Anwesenheit von endogenem oder hinzugefügtem Wuchsstoff wirksam ist; in diesem Falle konnte er einen starken Synergismus zwischen GS und IES beobachten.

Nach Kato (1958) hingegen wird die Wachstumsförderung von etiolierten Erbseninternodienstücken durch GS einfach zu dem Wachstumseffekt von IES hinzugefügt. Auch Purves und Hillman (1958) fanden selten einen Synergismus zwischen diesen beiden Hormonen.

Die Frage der GS-IES-Wechselwirkung ist also noch nicht geklärt. Sehr oft weisen scheinbar gleiche Versuchsanordnungen verschiedene Ergebnisse auf. Ich untersuchte deshalb ebenfalls, ob sich mittels verschiedener Konzentrationskombinationen von GS und IES bei intakten Keimlingen und auch bei verschiedenen Pflanzenteilen etwas über den gegenseitigen Einfluß der beiden Hormone aussagen lasse.

1. Intakte Pisum-Keimlinge

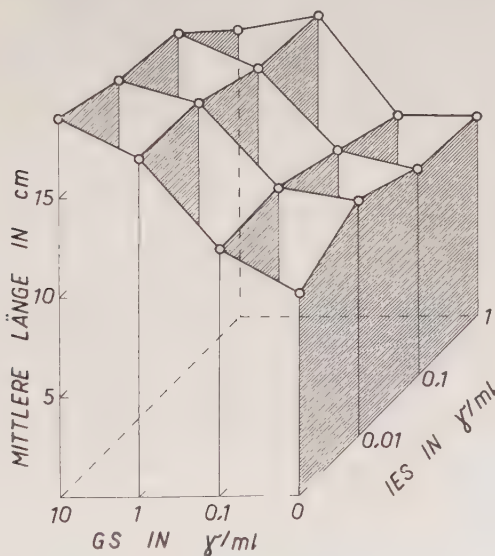
Zwergmarkerbsen, Sorte «Wunder von Kelvedon», die sehr stark auf GS reagieren (Brian und Hemming 1955) ließ ich in Knop-Nährlösung in Anwesenheit von verschiedenen Konzentrationskombinationen von GS und IES wachsen. Eine Gruppe zog ich im Dunkeln auf, die andere bei 16 Stunden Licht und 8 Stunden Dunkelheit bei 25°C . Nach 6 Tagen maß ich die Länge des Sprosses vom Wurzelhals bis zur Sproßspitze.

Aus Figur 11 und Figur 12 ersehen wir, daß mit steigender GS-Konzentration das Längenwachstum bedeutend zunahm, daß hingegen

die niedrigen IES-Konzentrationen nie eine signifikante Förderung des Wachstums verursachten und höhere (10 γ /ml) hemmend wirkten (Figur 11 und Figur 12, Legende).

In der kombinierten Zugabe von GS und IES wurde nur der Einfluß von GS festgestellt, während IES auch hier überhaupt keinen Effekt hervorrief. In einer Konzentration von 10 γ /ml, die eine Hemmung auf das Wachstum der intakten Erbsenkeimlinge ausübte, war die Förderung durch GS trotzdem zu beobachten (Figur 11 und 12 inkl. Legende). Auch Kato (1958) fand bei ganzen Gurkenkeimlingen, daß die durch IES verursachte Hemmung durch GS-Zugabe im Sproß vermindert wurde. GS wirkt also der IES-Hemmung entgegen, was darauf hindeutet, daß von einer gegenseitigen Abhängigkeit der beiden Hormone nicht die Rede sein kann. Exogene GS wirkt ohne Beziehung zu exogener IES.

Beim Vergleich der beiden Figuren (11 und 12) wird auch gut ersichtlich, daß das gleiche Ergebnis bei in Licht als auch bei in Dunkelheit aufgezogenen Pflanzen erzielt wurde. Die bekannte Tatsache (Vlitos und



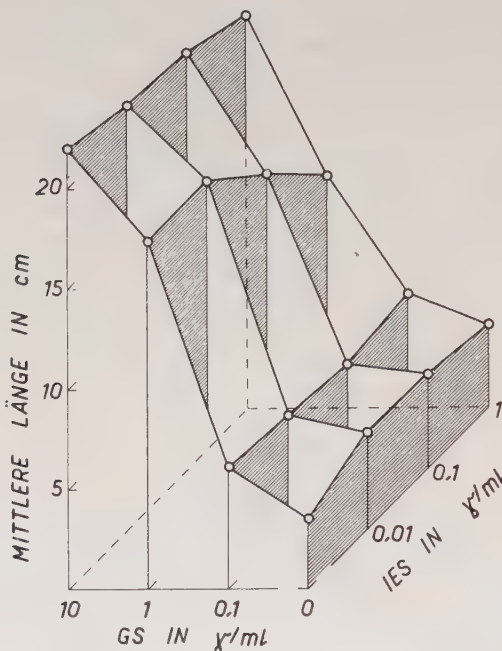
Figur 11

Pisum sativum (Zwergvarietät): Einfluß verschiedener Kombinationen von Gibberellinsäure und Indoleessigsäure auf das Wachstum *intakter* Keimlinge
Aufzucht im Dunkeln

Messen der Sproßlänge (Mittelwert von 25 Pflanzen) nach 6 Tagen Wachstum in Knopscher Nährlösung mit Hormonzusatz

Die «mittlere Länge» für IES 10 γ /ml beträgt für die 4 Konzentrationen von 0 bis 10 γ /ml GS:
4,9 cm; 4,9 cm; 6,2 cm; 7,2 cm

Meudt 1957), daß GS bei grünen, intakten Pflanzen noch viel wirksamer ist als bei etiolierten, geht aus der gewählten Darstellung sehr schön hervor.



Figur 12

Pisum sativum (Zwergvarietät): Einfluß verschiedener Kombinationen von Gibberellinsäure und Indolelessigsäure auf das Wachstum *intakter* Keimlinge

Aufzucht im Licht (16 Stunden Licht, 8 Stunden Dunkelheit). Messen der Sproßlänge (Mittelwert von 25 Pflanzen) nach 6 Tagen Wachstum in Knopscher Nährlösung mit Hormonzusatz

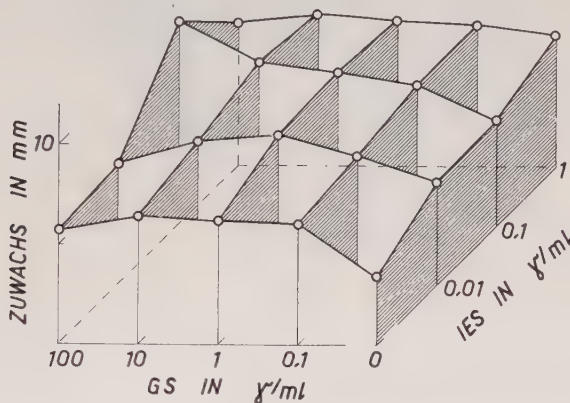
Die «mittlere Länge» für IES 10 γ /ml beträgt für die 4 Konzentrationen von 0 bis 10 γ /ml GS: 2,2 cm; 3,2 cm; 4,8 cm; 11,6 cm

2. Etiolierte Epikotylstücke von *Pisum*

Da man also bei den intakten Pflanzen keine durch IES hervorgerufene Wachstumsförderung fand, wurden nun Epikotylstücke von etiolierten Erbsen verwendet, die sowohl auf GS als auch auf IES positiv reagieren (Hayashi und Murakami 1953, Brian und Hemming 1955, Kato 1958, Purves und Hillman 1958).

Das Experiment wurde wieder in der Weise ausgeführt, daß man verschiedene Konzentrationskombinationen von GS und IES auf die

vom 3. Internodium stammenden Epikotylstücke während 24 Stunden einwirken ließ. Der Versuch wurde mehrmals wiederholt und zeigte im allgemeinen das gleiche Resultat, wie aus Figur 13 ersichtlich ist. Einen Synergismus zwischen GS und IES fand ich nur einmal bei der Kombination von 100 γ GS und 0,1 γ IES pro ml, doch ließ sich dieses Ergebnis bei zweimaligem Wiederholen nicht reproduzieren. Es geht also das gleiche Ergebnis von Kato (1958) daraus hervor, daß GS bei etiolierten Epikotylstücken von *Pisum* in Gegenwart von IES nur additiv wirkt. In etiolierten Erbseninternodien müssen also andere Bedingungen vorliegen als im grünen Stengelgewebe, wo Brian und Hemming (1953) stets einen deutlichen Synergismus zwischen GS und IES ermittelten.



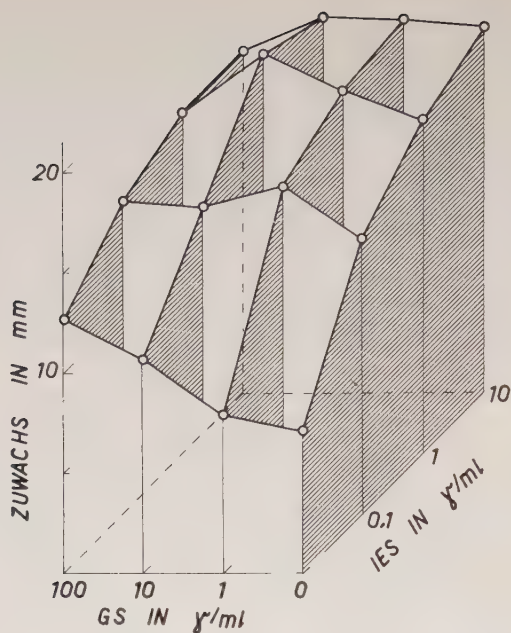
Figur 13

Pisum sativum (Zwergvarietät): Wirkung verschiedener Kombinationen von Gibberellinsäure und Indoleessigsäure auf das Längenwachstum etiolierter Epikotylstücke
Mittelwert von 20 Einzelmessungen

3. Hypokotylstücke von *Cucumis*

Da es bekannt ist, daß nicht alle Pflanzen (Marth et al. 1956) gleichartig auf Gibberellin reagieren, probierte ich die Einwirkung von verschiedenen Konzentrationskombinationen auch bei abgeschnittenen *Cucumis*-Hypokotylen aus. Ich verwendete in Licht als auch in Dunkelheit gezogene Keimlinge, um auf diese Weise das bei Erbseninternodien gefundene Resultat mit demjenigen einer anderen Pflanze zu vergleichen.

Das Ergebnis ist in den Figuren 14 und 15 dargestellt. Die etiolierten Gurkenhypokotyle reagierten im wesentlichen gleich auf die verschiedenen Hormonkombinationen wie die etiolierten Erbsenepikotyle. Der fördernde Einfluß auf das Längenwachstum war jedoch bei der GS bei weitem nicht so stark wie bei der IES. In den Kombinationen addierte sich im allgemeinen die durch GS verursachte Längenzunahme zu der



Figur 14

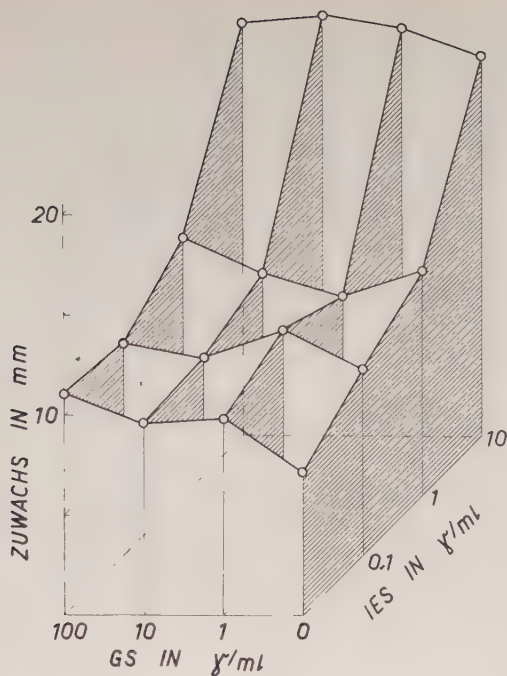
Cucumis sativus: Wirkung verschiedener Kombinationen von Gibberellinsäure und Indol-essigsäure auf das Längenwachstum etiolierter Hypokotylstücke

Aufzucht im Dunkeln. Ursprüngliche Länge der Hypokotyle: 50 mm; Mittelwert von 10 Einzelmessungen

von IES, doch war dies nicht immer eindeutig, da die Hypokotyle manchmal heterogen auf die verschiedenen Kombinationslösungen reagierten. Bei einer IES-Konzentration von 10 γ /ml kam die GS praktisch nicht mehr zur Auswirkung.

Überraschend ist das Ergebnis, welches aus Figur 15 hervorgeht. Auch hier ließ sich keine gegenseitige Abhängigkeit der Wirkung von GS und IES finden. Die Wirkung des Heteroauxins übertraf wiederum diejenige des Gibberellins, und in Kombination ließ sich statistisch eine additive Wirkung der GS nicht bestätigen. IES war also augenfällig der dominierende Faktor. Dieses Experiment wurde bei Temperaturen von 10°, 20°, 25° und 30° durchgeführt, wobei aber im wesentlichen das gleiche Ergebnis resultierte.

Brian und Hemming (1958), die bei grünen, jungen Epikotylstücken von *Pisum* eine hochsignifikante Wechselwirkung zwischen GS und IES fanden, stellten fest, daß sich folgende Eigenschaften über das Internodiengewebe aussagen lassen: Es besitzt in Kontrollösungen ein relativ geringes endogenes Wachstum und zeigt nur eine schwache, oft



Figur 15

Cucumis sativus: Wirkung verschiedener Kombinationen von Gibberellinsäure und Indol-essigsäure auf das Längenwachstum grüner Hypokotylstücke

Aufzucht im Licht (12 Stunden Licht, 12 Stunden Dunkelheit). Ursprüngliche Länge der Hypokotyle: 40 mm; Mittelwert von 10 Einzelmessungen

nicht signifikante Reaktion auf Gibberellin, während IES ein sehr starkes Wachstum verursacht. Diese Bedingungen waren bei den grünen Gurkenkeimlingen erfüllt, doch konnte kein GS/IES-Synergismus ermittelt werden. Daraus läßt sich wohl schließen, daß auch Gewebe von verschiedenen Pflanzen nicht gleichartig auf den GS-Einfluß reagieren.

C. Transport von GS und IES im Keimstengel

Stowe und Yamaki (1957) berichten in ihrer Zusammenfassung über die physiologischen Wirkungen der Gibberelline, daß GS offensichtlich nicht die streng basipetal polare Leitungsrichtung wie die Wachstumsstoffe zeigt. Studien, die im speziellen den Transport der GS betreffen, waren aber damals noch nicht vorhanden. Aus diesem Grunde befaßte ich mich mit diesem Problem, da ein Unterschied in der Wanderungsweise der beiden Hormone als bedeutungsvoller Unterschied in ihrem physiologischen Verhalten zu werten wäre.

Um etwas über den Transportweg auszusagen, basierten meine Überlegungen auf einer Arbeit von Pfaeltzer (1934), wo u. a. beschrieben wird, daß die Richtung der Schwerkraft keinen Einfluß auf den axialen Wuchsstofftransport besitzt; er erfolgt in der normal stehenden und in der «invers» gestellten Koleoptile gleich gut, und das Wachstum wird durch die verschiedene Lage nicht beeinflußt.

Ich wählte deshalb folgende Versuchsanordnung: Abgeschnittene Sproßteile wurden

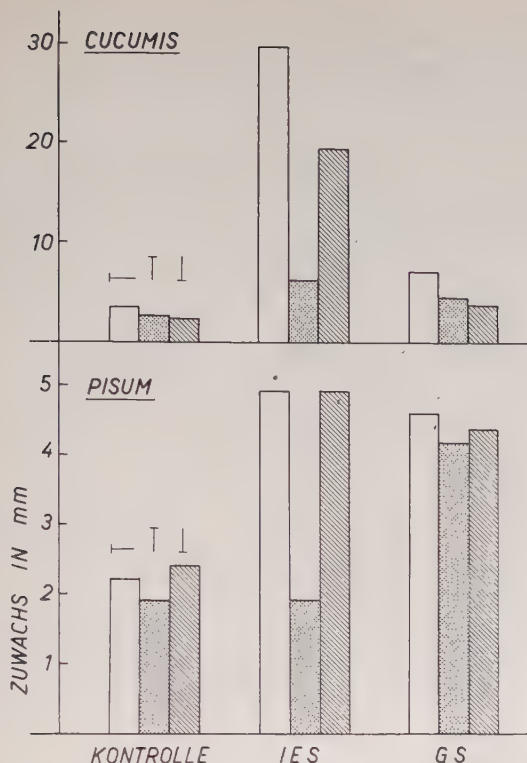
1. senkrecht in die Versuchslösung hineingestellt, so daß nur die untersten 4 mm der Basis eintauchten,
2. invers hineingestellt, so daß nur die obersten 4 mm des Apex eintauchten,
3. in die Lösung hineingelegt, so daß die Aufnahme des Wirkstoffes von allen Seiten erfolgen konnte.

Wenn nun IES in die Lösung gegeben wurde, so konnte sie nur wirken, wenn das apikale Ende eintauchte, da sie hauptsächlich nur in basipetaler Richtung transportiert werden kann. Steht das Sproßstück in natürlicher Wachstumslage in der IES-Lösung, so kann der Wuchsstoff wegen der bedingten polaren Wanderung nicht in die oberen Gewebe eindringen, und es läßt sich somit kein Wachstumseinfluß ermitteln. Wie Figur 16 zeigt, konnte dies im Experiment überzeugend dargestellt werden. Als Versuchsmaterial dienten mir sowohl etiolierte *Pisum*-Epikotylstücke als auch grüne *Cucumis*-Keimstengel; beide zeigten im wesentlichen den gleichen Effekt (vgl. Figur 16). Die submerse Behandlung der *Cucumis*-Hypokotyle, d. h. das Untertauchen des ganzen Sproßteils in die betreffende Lösung, hatte bei IES eine stärkere Förderung des Wachstums zur Folge als die alleinige Aufnahme am apikalen Ende. Dieser Unterschied konnte jedoch bei den *Pisum*-Epikotylstücken nicht mehr beobachtet werden.

Die Klarstellung der Gibberellinwanderung wird vor allem im Versuch mit Sproßstücken von *Pisum* deutlich. Wir stellten fest, daß der GS-Effekt bei allen Einwirkungsarten (submerse Lagerung, Aufnahme durch basalen und Aufnahme durch apikalen Teil) die gleiche Längenzunahme gegenüber der Kontrolle aufwies im Gegensatz zu IES mit deutlichem polarem Transport.

Der Gibberellintransport vollzieht sich also *nicht polar*, sondern das Gibberellin wird im pflanzlichen Gewebe nach allen Richtungen gleichmäßig verteilt.

Dieser Befund wurde inzwischen auch noch auf andere Weise experimentell sichergestellt. Kuse (1958) konnte an Blattstielen von Süßkartoffeln zeigen, daß Gibberellin sich vom applizierten Ort deutlich nach beiden Richtungen verteilt und daß es durch Trijodbenzoesäure nicht wie die andern Wuchsstoffe in seiner Bewegung blockiert wird.



Figur 16

Wanderung von Gibberellinsäure und Indoleessigsäure in Keimstengeln

Einwirkung der verschiedenen Hormonlösungen (je 10 γ /ml) während 24 Stunden bei 25 °C

Cucumis sativus: Hypokotylstücke von 40 mm Anfangslänge. Zuwachs: Mittel von 20 Pflanzen

Pisum sativum: Epikotylstücke von 30 mm Anfangslänge. Zuwachs: Mittel von 30 Pflanzen

weiß: submers; die Keimstengel wurden in die betreffenden Lösungen hineingelegt

punktiert: aufrechte Lage; das basale Ende tauchte 4 mm in die Versuchslösung

schraffiert: inverse Lage; das apikale Ende tauchte 4 mm in die Versuchslösung

Kato (1958) setzte GS enthaltende Agarblöcke auf *Pisum*-Stengelstücke und beobachtete, wieviel GS er bei normal als auch bei verkehrt stehenden Teilen in einem Agarblock auffangen konnte. Er extrahierte hierauf das Gibberellin aus dem aufnehmenden Block und bestimmte es mittels der Ultraviolettabsorptionsmethode oder mittels des biologischen Zwergerbsentests. Auch er folgerte aus seinen Versuchen, daß die GS nicht polar wandere und daß kein Unterschied in bezug auf die Transportrichtung festzustellen sei.

D. Einfluß von Hemmstoffen und Kinetin auf die Wirkung von GS und IES

Da mit dieser Arbeit bezweckt wurde, im Vergleich mit dem Heteroauxin etwas über den Wirkungsmechanismus des Gibberellins auszusagen, untersuchte ich auch bekannte Wachstumshemmstoffe auf ihre wechselseitige Beziehung zu IES und GS an Internodienstücken von *Pisum* und an *Cucumis*-Keimstengeln. Die gleichzeitige Behandlung mit einem Hemmstoff und IES oder GS kann uns Auskunft erteilen, ob

gleiche oder unterschiedliche Beziehungen zwischen Hemmstoff und Wuchsstoff oder Hemmstoff und Gibberellin bestehen.

1. Maleinhydrazin

Schöne und Hoffmann (1949) konnten als erste die deutliche Hemmwirkung von Maleinhydrazin (MH) beschreiben, und Leopold und Klein (1951) bezeichneten MH als Antiauxin, da es das Wachstum hemmt, wenn der Wuchsstoff als begrenzender Faktor auftritt, und daß diese Hemmung verschwindet, wenn genügend Wuchsstoff vorhanden ist. Inzwischen konnte in zahlreichen Arbeiten über MH gezeigt werden, daß sein Einfluß nicht nur als Antagonist zum Wuchsstoff besteht, sondern daß zahlreiche Faktoren im Stoffwechsel mitbeeinflusst werden. Eine Beziehung zum Phytohormon Gibberellin könnte also ebenfalls existieren.

Ich untersuchte zunächst die Wirkung von MH und IES in verschiedenen Konzentrationen und Kombinationen auf das Wachstum von Gurkenhypokotylen. Die niederste Konzentration von 10 γ MH/ml bewirkte sogar eine leichte Förderung, was schon von verschiedenen Forschern gefunden wurde. In höheren Konzentrationen trat eine signifikante Hemmung auf. In einer Versuchslösung, die MH und IES gemeinsam enthielt, kam der fördernde Einfluß der IES sehr klar zum Vorschein, doch wirkte sich bei höheren MH-Konzentrationen deren Hemmung markant aus (Tabelle 3).

Tabelle 3

Cucumis sativus: Wirkung der Kombination von Maleinhydrazid und β -Indolylessigsäure auf das Längenwachstum von Hypokotylstücken

Aufzucht im Dunkeln. Ursprüngliche Länge der Hypokotyle: 40 mm. Einwirkung der verschiedenen Substanzen während 24 Stunden bei 25 °C im Dunkeln. Zuwachs in Millimetern. Mittelwert von 10 Pflanzen

Maleinhydrazid in γ /ml	β -Indolylessigsäure in γ /ml			
	0	0,1	1	10
0	7,5	14,0	15,3	17,6
10	9,0	12,5	16,3	18,7
100	6,1	15,0	17,2	18,3
500	5,1	13,3	13,4	12,6
1000	3,9	8,7	8,9	9,2

Dieses Resultat war insofern von Interesse, als der gegenseitige Einfluß von MH und GS damit verglichen werden konnte. Zu diesem Zweck wurde die gleiche Versuchsanordnung gewählt. Es geht daraus hervor, daß die durch MH verursachte Hemmung von GS ebenfalls nicht aufgehoben, aber stark reduziert werden konnte (Tabelle 4). Wohl war der wachstumsfördernde Effekt mit GS bei den Hypokotylen nicht so eindrucklich wie mit IES, aber das hat keine Bedeutung für die Klarstellung der Beziehung von Gibberellin zu MH.

Tabelle 4

Cucumis sativus: Wirkung der Kombination von Maleinhydrazid und Gibberellinsäure auf das Längenwachstum von Hypokotylstücken

Aufzucht im Dunkeln. Ursprüngliche Länge der Hypokotyle mit Kotyledonen: 40 mm. Einwirkung der verschiedenen Substanzen während 24 Stunden bei 25 °C im Dunkeln. Zuwachs in Millimetern. Mittelwert von 10 Pflanzen

Maleinhydrazid in γ /ml	Gibberellinsäure in γ /ml		
	0	10	100
0	5,7	6,8	7,1
10	7,3	6,9	7,1
100	4,4	6,2	6,3
500	4,0	6,1	7,5
1000	3,3	4,9	5,3

Bukovac und Wittwer (1956) studierten die Wirkung von Gibberellin auf mit MH vorbehandelte Bohnenkeimlinge. Sie folgerten aus ihren Versuchen, daß Gibberellin die Hemmung reduziert oder vollkommen aufhebt. Aus den Tabellen geht jedoch hervor, daß sie ähnliche Ergebnisse wie in den oben angeführten Versuchen erhielten, das heißt, daß die Hemmung durch GS-Behandlung nie in dem Sinne vollkommen aufgehoben wurde, daß die Keimlinge die Größe wie die nicht mit MH behandelten Pflanzen erreichten.

Eine größere Arbeit über dieses Thema haben Brian und Hemming (1957b) mit Zwergvarietäten und normalen Erbsenkeimlingen ausgeführt. Sie kamen zum Schluß, daß die Wirkung der beiden Substanzen nicht einfach additiv ist, sondern daß MH die GS-Wirkung reduziert. Weiter wird vermutet, daß das schnelle Wachstum von normalen Erbsen, verglichen mit demjenigen von Zwergerbbsen, auf die größere Fähigkeit ein

«GS-ähnliches Hormon» zu synthetisieren, zurückzuführen ist. Da normale Erbsen stärker auf die MH-Hemmung reagieren als Zwergvarietäten, folgern sie, daß sich die Hemmung des Sproßwachstums durch MH vor allem in der Blockierung der Aktivität des «GS-ähnlichen Hormons» erklären läßt. Nach Brian und Hemming würde MH also in erster Linie als GS-Antagonist auftreten; daß MH sekundär auch die IES-Wirkung herabsetzen kann, verneinen sie nicht, da sie zwischen den beiden Hormonen eine gegenseitige Abhängigkeit annehmen.

Brian und Hemming erhielten bei ihren Versuchen mit IES auf die intakten Keimlinge nie eine Wirkung. Deshalb konnten sie auch keine klaren Aussagen über den Einfluß von MH bei GS im Vergleich zu IES machen. Aus den hier angeführten Versuchen geht nun hervor, daß MH die GS- und die IES-Wirkung in ähnlicher Weise reduziert. Es scheint demnach, daß die Hemmung, die durch MH verursacht wird, im Pflanzengewebe Veränderungen hervorruft, die für beide Hormone die Wirkungsmöglichkeit *unabhängig* voneinander herabsetzt.

2. Kumarin

Kumarin, das in die Gruppe der ungesättigten Laktone gehört, wirkt in der Pflanze umgekehrt wie die Wuchsstoffe. Diese fördern das Wachstum, während Kumarin es herabsetzt oder unterdrückt. Die Frage, inwiefern Kumarin direkt als Wuchsstoffantagonist betrachtet werden kann, steht hier nicht zur Diskussion, da wiederum nur das Ver-

Tabelle 5

Cucumis sativus: Wirkung der Kombination von Kumarin und β -Indolylessigsäure auf das Längenwachstum etiolierter Hypokotylstücke

Ursprüngliche Länge der Hypokotyle: 40 mm. Einwirkung der verschiedenen Substanzen während 24 Stunden bei 25 °C im Dunkeln. Zuwachs in Millimetern. Mittelwert von 10 Pflanzen

Kumarin in γ /ml	β -Indolylessigsäure in γ /ml			
	0	0,1	1	10
0	6,7	14,1	14,7	17,1
10	10,7	17,1	18,3	19,1
100	11,3	15,8	18,8	18,9
500	4,5	5,7	6,3	6,6
1000	2,1	2,7	3,4	3,7

hältnis von IES und Kumarin einerseits, und GS-Kumarin anderseits von Interesse ist.

Einige Studien, die diesen Punkt betreffen, hat bereits Kato (1958) mit intakten Gurkenkeimlingen ausgeführt. Er fand dabei, daß die durch Kumarin verursachte Wurzelhemmung von GS nicht aufgehoben wurde, da ja das Gibberellin das Wurzelwachstum meistens nicht beeinflußt, daß aber die Hemmung des Sproßwachstums durch eine GS-Behandlung vermindert wurde.

Bei meinen Experimenten ließ ich verschiedene Konzentrationskombinationen von Kumarin und IES und von Kumarin und GS auf abgeschnittene Gurken- und Erbsenstengel einwirken. Es zeigte sich wiederum beim Kumarin die bekannte Tatsache (Thimann und Bonner 1949), daß sehr geringe Hemmstoffkonzentrationen eine Förderung des Wachstums hervorrufen. Die Kombination der beiden Hormone mit Kumarin zeigte im wesentlichen das gleiche Bild, wie es bei den Beziehungen zum Maleinhydrazin beschrieben worden ist (Tabellen 5 und 6). Mit zunehmender Kumarinkonzentration stieg die Hemmung und sowohl der Einfluß von GS als auch derjenige von IES wurde reduziert, wobei eine höhere Konzentration auch eine stärkere Verminderung des GS-resp. IES-Einflusses zur Folge hatte. Es wurde bei den etiolierten *Cucumis*-Hypokotylen und auch bei den etiolierten Erbsenepikotylen das gleiche Ergebnis ermittelt. Bei den Erbsenepikotylen bewirkten GS

Tabelle 6

Cucumis sativus: Wirkung der Kombination von Kumarin und Gibberellinsäure auf das Längenwachstum etiolierter Hypokotylstücke

Ursprüngliche Länge der Hypokotyle mit Kotyledonen: 35 mm. Einwirkung der verschiedenen Substanzen während 24 Stunden bei 25 °C im Dunkeln. Zuwachs in Millimetern. Mittelwert von 10 Pflanzen

Kumarin in γ /ml	Gibberellinsäure in γ /ml		
	0	10	100
0	6,4	7,3	8,2
10	9,0	11,8	10,8
100	9,1	10,2	10,0
500	3,0	4,1	4,7
1000	1,6	2,2	2,7

Tabelle 7

Pisum sativum: Wirkung der Kombination von Kumin mit β -Indolylessigsäure oder Gibberellinsäure auf das Längenwachstum von etiolierten Epikotylstücken

Ursprüngliche Länge: 30 mm. Zuwachs in Millimetern. Mittelwert von 10 Pflanzen

Kumin in γ /ml	β -Indolylessigsäure in γ /ml		
	0	0,1	1
0	2,4	5,8	7,0
500	3,0	4,4	6,5
1000	2,9	3,6	3,3

Kumin in γ /ml	Gibberellinsäure in γ /ml		
	0	1	10
0	2,1	4,8	5,7
500	4,4	4,8	4,8
1000	3,0	3,4	3,7

und IES etwa die gleiche Längenzunahme, und das Kumin hemmte in entsprechendem Verhältnis (Tabelle 7).

Zusammenfassend kann aus den Versuchen mit Hemmstoffen festgestellt werden, daß die GS- und IES-Wirkung durch die Hemmstoffe reduziert wird. Da die Hemmwirkung bei gesonderter Zugabe der beiden Hormone sich in gleichem Verhältnis vollzieht, wird geschlossen, daß bei den untersuchten Pflanzenteilen beide unabhängig voneinander reagieren und von der Hemmung beeinflußt werden.

3. Kinetin

Von Kinetin (6-Furfurylamino-purin) ist bekannt, daß es das Flächenwachstum von etiolierten Blättern fördert (Miller 1956, Scott und Livermann 1956) und die Keimung von ruhenden Samen anregt (Miller 1956). Bei Stengelstücken von etiolierten und grünen Erbsen wird die Zellstreckung jedoch deutlich gehemmt (Miller 1956, Brian und Hemming 1957). In allen Versuchen, die ich mit Kinetin ausgeführt habe, konnte ich ebenfalls stets nur eine Hemmung konstatieren. Bei etiolierten Erbsenepikotylstücken, bei *Cucumis*-Hypokotylteilen und bei

intakten Erbsenkeimlingen beim Wachstum in einer Knop-Lösung, die Kinetin enthielt. Diese Tatsache fand ich selbst bei Konzentrationen von 0,1 γ /ml. Brian und Hemming stellten fest (1957), daß Gibberellin bei Erbsenepikotylstücken durch Kinetin verursachte Hemmung nicht reduziert. Bei meinem Experiment mit *Cucumis*-Hypokotylen fand ich jedoch, daß Kinetin die GS-Wirkung nicht aufhebt, sondern daß sie gleich wie der IES-Einfluß reduziert wird (Tabelle 8). Das gleiche Resultat erhielt ich auch mit etiolierten Erbseninternodienstücken.

Ich stellte also mit Kinetin ein analoges Verhalten gegenüber Gibberellin fest wie mit Maleinhydrazin und Kumin.

Tabelle 8

Cucumis sativus: Einfluß von GS und IES auf das Längenwachstum etiolierter Hypokotylstücke in Anwesenheit verschiedener Konzentrationen von Kinetin

Ursprüngliche Länge der Hypokotyle: 60 mm. Einwirkung der verschiedenen Substanzen während 24 Stunden bei 25 °C im Dunkeln. Zuwachs in Millimetern. Mittelwert von 10 Pflanzen

	Kinetin in γ /ml			
	0	1	10	100
Kontrolle	6,0	6,1	4,3	4,3
IES 1 γ /ml	16,7	14,7	13,5	10,9
GS 10 γ /ml	7,6	6,9	6,4	5,2
GS 100 γ /ml	9,8	7,8	6,1	5,5

Diskussion

Sowohl die Gibberelline als auch die Auxine sind Phytohormone, die unter anderem das Längenwachstum des Sprosses fördern. Es stellt sich die Frage, ob sie unabhängig voneinander in der Pflanze tätig sind oder ob ihre Wirkungsweise in irgendeinem Zusammenhang steht.

Beide Hormone entsprechen sich in der Beeinflussung verschiedener physiologischer Vorgänge, doch übt jedes einzelne auch spezifische Wirkungen aus, die beim andern nicht auftreten. So fördern sie beide das Längenwachstum von Stengelstücken, die Bildung des Fruchtansatzes und beeinflussen das Blühen von Pflanzen mit besonderen photoperiodischen Ansprüchen.

Im Gegensatz zum Gibberellin beeinflußt IES die Epinastie, fördert Wurzelbildung, verhindert Blattstielabstoßung, verhindert die Entwicklung von seitlichen Knospen und das Auswachsen von Wurzeln. Mit Ausnahme der Förderung des Längenwachstums von Stengelgewebe ist die

GS in allen Wuchsstofftesten inaktiv (*Avena*-Krümmungstest, Wurzelbildung bei Erbsenstengeln, Hemmung des Knospenwachstums bei *Phaseolus vulgaris*, Kallusbildung bei Tomaten).

Dagegen beeinflußt die GS folgende Vorgänge, bei denen IES keinen oder nur geringen Effekt ausübt: Sie bewirkt Ausdehnung des Blattgewebes, bricht Samen-, Knollen- und Knospenruhe und ruft starkes Sproßwachstum bei *intakten* Pflanzen hervor (vgl. die referierenden Arbeiten von Stowe und Yamaki 1957, Brian und Grove 1957, Stodola 1958, Brian 1959, Stowe und Yamaki 1959).

Wie wir sehen, unterscheidet sich das Aktivitätsfeld der GS in vielen Punkten von demjenigen der Auxine. In der Beeinflussung des Streckungswachstums, wo beide Hormone eine typische Reaktion hervorrufen, überschneidet sich jedoch ihr Wirkungskreis. Es ergibt sich daher von selbst, daß man die Frage der Beziehung von GS zu IES bei dieser physiologischen Erscheinung untersucht.

Die zahlreichen Studien, die zur Klärung dieses Problems durchgeführt wurden, ergaben verschiedene Resultate und somit auch verschiedene Ansichten. In vergleichenden Untersuchungen zwischen der physiologischen Wirkung von Gibberellin und Wuchsstoffen folgerten Brian, Hemming und Radley (1955) zuerst, daß es sich bei der GS um ein echtes «Auxin» handelt; in späteren Arbeiten haben sie jedoch ihre Meinung geändert, und diese Anschauung wird heute von niemandem mehr vertreten.

Es sind einige Arbeiten erschienen, in denen über eine *synergistische* Wirkung zwischen Auxin und Gibberellin beim Sproßwachstum (Hayashi und Murakami 1953, Vlitos und Meudt 1957, Brian und Hemming 1958) und Gewebekulturen (Schroeder und Spector 1957) berichtet wird. Brian und Hemming (1957a, 1958) konnten aus ihren Versuchen mit grünen Epikotylstücken von *Pisum* eine «Wuchsstoff-Auxin-Wechselwirkung» statistisch errechnen und folgern, daß Gibberellin nur wirken kann, wenn ein Wuchsstoff anwesend ist. Auch Kuse (1958) demonstrierte bei Blattstielen von Süßkartoffeln, daß die GS beim Fehlen von Wuchsstoff das Längenwachstum nicht fördert.

Dieses «Zusammenwirken» von Gibberellin und Wuchsstoff wurde vor allem von Brian und Hemming (1958) diskutiert, und sie stellten eine «Dreifaktorenhypothese» auf: Gibberellin spielt bei der Zellstreckung keine direkte Rolle, sondern es neutralisiert irgendein «hemmendes System», so daß erst dann die Wirkung der anwesenden Auxine voll zur Geltung kommen kann. Gibberellin wäre demnach also der «Hemmstoff eines Hemmstoffes». Über die Natur des «hemmenden Systems» konnten Brian und Hemming jedoch nichts aussagen. Galston (1957) zeigte, daß ein innerer Faktor, der das Pflanzenwachstum begrenzt, ein «IES-Oxydase-System» darstellt und daß die Wirkung der GS darin besteht,

einen «Inhibitor» des Oxydaseenzym im Gewebe zu verstärken. Pilet (1957) und Pilet und Würigler (1958) fanden, daß die GS *in vitro* und *in vivo* die Aktivität der Auxinoxidasen hemmt und dadurch eine Erhöhung der Wuchsstoffkonzentration zur Folge hat, was die Förderung des Stiel- und Blattwachstums erklärt. Hayashi und Murakami (1957) wie auch Kato und Katsumi (1958) konnten dagegen keine Änderung im Wuchsstoffspiegel bei verschiedenen Pflanzen und Geweben nach einer Gibberellinbehandlung ermitteln.

In einer kurzen Notiz beschreibt Galston (1958), daß GS und IES synergistisch wirken, wenn an der Basis eines 100 mm langen Epikotylstückes von *Pisum* GS und am apikalen Teil IES zugeführt wird. Er schließt daraus, daß die GS mit irgendeiner Gewebekomponente reagieren muß, bevor eine synergistische Wirkung mit IES eintritt. Diese Ansicht würde der «Dreifaktorenhypothese» von Brian und Hemming (1958) entsprechen.

Wie aus den zitierten Arbeiten hervorgeht, haben einige Autoren aus ihren Experimenten eine «Gibberellin-Wuchsstoff-Interaction» bei verschiedenen Pflanzenteilen oder -geweben ermittelt. Es ist jedoch nicht möglich, diese Hypothese zu verallgemeinern, da auch viele Experimente bekannt sind, die keine GS-IES-Beziehung ergaben, sondern auf verschiedenartige Wirkungsmechanismen hindeuten. Zunächst soll nochmals auf die physiologischen Vorgänge hingewiesen werden, die nur von der GS verursacht werden und wo die IES nicht wirksam ist. Werden GS und IES zusammen in optimalen Konzentrationen zu Epikotylstücken von etiolierten Erbsen gegeben, so beträgt das Gesamtwachstum niemals mehr und manchmal nicht einmal die Summe der einzeln erhaltenen Wachstumszunahmen (Purves und Hillman 1958, Kato 1958a). Auch in der vorliegenden Arbeit wird gezeigt, daß bei Stücken etiolierter Erbsenepikotyle sowie etiolierter und belichteter Gurkenhypokotyle höchstens eine additive Wirkung der beiden Hormone erzielt wird.

Besonders auffallend ist auch die Tatsache, daß bei *intakten* Pflanzen sowohl im Licht als auch in der Dunkelheit *nie* eine synergistische Wirkung zwischen IES und GS beobachtet werden konnte. Wir stellen hier fast immer einen wachstumsfördernden Einfluß der GS fest, der durch keine IES-Beigabe erhöht wird. Besonders bei Zwergpflanzen wird dies deutlich: Versieht man diese mit IES, so stellt sich kein erhöhtes Längenwachstum ein, hingegen wird das Wachstum mittels Gibberellin um das Mehrfache gesteigert (Figur 12). IES kann also bei *intakten* Pflanzen nicht als limitierender Faktor auftreten, da sie keine Wirkung ausübt. In hohen Konzentrationen hemmt die IES das Längenwachstum von intakten Pflanzen (Figur 12), doch wirkt selbst dann eine gleichzeitige Zugabe von GS deutlich wachstumsfördernd. Das bedeutet, daß GS und IES in diesem Versuch an ganz verschiedenen Punkten angreifen und

keine gegenseitigen Beziehungen aufweisen; würde nur die Auffassung von Brian gelten, so hätte auf Zugabe von GS eine weitere Hemmung eintreten müssen.

Wenn GS *nur* als Neutralisator eines hemmenden Systems der Wuchsstoffe wirken würde, wäre zu erwarten, daß auch bei intakten Pflanzen zusätzliches IES eine Förderung bewirkt. Dies ist jedoch nicht der Fall, so daß die «Dreifaktorenhypothese» nicht eine allgemeine Gültigkeit für die Erklärung des Wirkungsmechanismus der Gibberellinsäure beanspruchen kann.

Eine neue Ansicht vertritt Van Overbeek (1959). Seiner Meinung nach stellen die natürlich vorkommenden Wuchsstoffe und Gibberelline zwei verschiedene Gruppen von Pflanzenhormonen dar, die jede gesondert bestimmte Phasen des Pflanzenwachstums beeinflussen. Wenn die Wachstumsphase durch Gibberellin kontrolliert wird, so wirkt Auxin hemmend, wird die Wachstumsphase jedoch durch Auxin beherrscht, so hat die GS einen stimulierenden Effekt. Diese Anschauung stimmt mit mehreren in der vorliegenden Arbeit erhaltenen Resultaten überein. Bereits wurde erwähnt, daß bei *intakten* Keimlingen nur die GS zur Auswirkung kam und die IES-Wirkung höchstens hemmend wirkte.

Aus den Experimenten mit verschieden langen Hypokotylstücken (Figuren 7 und 8) geht auch klar hervor, daß die wachstumsfördernde Wirkung der GS im Gegensatz zur IES auch bei sehr *kurzen* Stücken sichtbar ist. Diese umfassen vor allem die eigentliche Wachstumszone und somit das *jüngste* Pflanzengewebe. Diese Feststellung spricht auch für die Hypothese von Van Overbeek, da mit IES hier nur eine hemmende Wirkung erzielt wurde (Figur 7). Mit IES konnte das Streckungswachstum von *längeren* und somit auch *älteren* belichteten Gurkenhypokotylen sehr stark gefördert werden, während die GS sich hier nur schwach auswirkte (Figur 8). Bei diesen Versuchen ergab sich auch ein verschiedenes Verhalten von etioliertem und grünem Gewebe auf GS- und IES-Einfluß (s. Seite 18 ff.). Es kann angenommen werden, daß das Licht einen wesentlichen Einfluß auf die Wirkung von Auxin und Gibberellin besitzt und auch die Empfindlichkeit pflanzlicher Gewebe gegenüber diesen Wachstumshormonen beeinflusst. Diese Frage wurde jedoch in der vorliegenden Arbeit nicht weiter untersucht.

Verwendet man verschiedene *Teilstücke* von Keimlingen, so ist die Wachstumsreaktion auf die hier untersuchten Phytohormone oft verschieden.

Ob die GS oder IES dominiert, scheint nicht nur von der Wachstumsphase abzuhängen, sondern wird auch durch die verschiedenen Pflanzenorgane und die darin vorhandenen Stoffe bedingt (Figur 6). Genauere Untersuchungen über diesen Punkt sind zwar kompliziert, doch können sie interessante Einblicke in den Hormonstoffwechsel der Pflanzen gewähren.

Da Gibberelline und Auxine Pflanzenhormone mit gewissen ähnlichen Eigenschaften sind, ist es nicht verwunderlich, daß mit ihnen behandelte Pflanzenteile auf verschiedene *Hemmstoffe* gleich reagieren. Sowohl Maleinhydrazin als auch Kumin reduzieren die GS- resp. IES-Wirkung in gleichem Maße, so daß in beiden Fällen die gleiche Hemmweise angenommen werden kann. Auch mit *Kinetin* konnte bei Sproßteilen und ganzen Pflanzen eine Inhibitorwirkung festgestellt werden, gleichgültig, ob sie mit GS oder IES behandelt worden waren.

Die Auffassung, daß die Gibberelline *nur in Gegenwart* von Auxin wirksam sind, wird durch die Experimente dieser Arbeit nicht bestätigt. Sie führen vielmehr zur Annahme, daß es sich bei Gibberellin und Auxin um zwei verschiedene Gruppen von Phytohormonen handelt, die beide einen weitgehend *eigenen* Wirkungsmechanismus besitzen. Diese Ansicht wird durch die Feststellung bestärkt, daß die Gibberelline den für die Wuchsstoffe charakteristischen polaren Transport innerhalb des Pflanzengewebes *nicht* aufweisen (Figur 16). Es wird jedoch auch nicht bestritten, daß Gibberelline und Auxine beim Wachstum der Pflanzen in Wechselwirkung treten können.

Wahrscheinlich ist es eine Frage des Entwicklungszustandes einer Pflanze und der in ihrem Gewebe vorhandenen Stoffwechselprodukte, ob GS und IES zusammenwirken, ähnliche Effekte hervorrufen oder einen voneinander unabhängigen Einfluß auf das Wachstum ausüben.

Zusammenfassung

1. Um den Wirkungsmechanismus der Gibberellinsäure (GS) aufzuklären, werden an Keimstengeln und intakten Keimlingen von *Cucumis* und *Pisum* vergleichende Studien mit β -Indolyllessigsäure (IES) und GS durchgeführt.

2. Sowohl GS als auch IES verursachen eine Förderung des Längenwachstums bei Hypokotylstücken von *Cucumis*, doch hängt es von der Anwesenheit bestimmter Organe (Wurzel, Kotyledonen, Plumula) ab, ob das eine oder das andere Hormon eine stärkere Wirkung ausübt.

3. In kürzeren und somit jüngeren Sproßstücken, die hauptsächlich die eigentliche Wachstumszone und die Kotyledonen umfassen, wirkt GS fördernd und IES hemmend, während in längeren und damit auch ältere Zonen umfassenden Stücken von *grünen* Hypokotylen vor allem die IES das Längenwachstum stark beeinflusst.

4. Bei abgeschnittenen, *etiolierten* Keimstengeln besitzt jedoch das Gibberellin sowohl in jungem als auch in älterem Gewebe eine stärkere Wirkung als IES.

Das verschiedenartige Verhalten von belichtetem und etioliertem Gewebe in Gegenwart der Hormone zeigt die Lichtabhängigkeit des Hormoneinflusses.

5. Der Temperatureinfluß auf die Wirkung von GS und IES ist verschieden, je nachdem die Kotyledonen an den Hypokotylen belassen werden oder nicht.

6. Saccharosezugaben hatten eine Hemmung des Längenwachstums zur Folge und zeigten keinen Einfluß auf die Wirkung von GS und IES.

7. In allen Versuchen mit etiolierten wie mit grünen Stengelstücken, denen gleichzeitig GS und IES gegeben wurde, konnte *kein Synergismus*, höchstens eine additive Wirkung zwischen den Hormonen gefunden werden.

Bei intakten Zwergpflanzen von *Pisum* wirkte nur GS fördernd. IES hemmte in höheren Konzentrationen, doch gelangte der GS-Einfluß trotzdem voll zur Auswirkung.

8. Der Transport der GS im Keimstengel von *Pisum* und *Cucumis* erfolgt im Gegensatz zu dem der IES *nicht polar*.

9. Maleinhydrazin, Kumarin und Kinetin hemmen die durch GS und IES hervorgerufenen Längenzunahme jeweils in gleichem Ausmaß.

10. In der Diskussion wird unter Berücksichtigung der von anderen Autoren gefundenen Ergebnisse der Schluß gezogen, daß die Gibberelline eine eigene Gruppe von Wuchshormonen darstellen, die je nach der Entwicklungsphase der Pflanze und den in ihr vorhandenen Stoffwechselprodukten in die Wirkung der Auxine eingreifen, ähnliche Effekte wie diese hervorrufen oder unabhängig von diesen physiologische Vorgänge bewirken können.

Die vorliegende Arbeit wurde am Botanischen Institut der Universität Basel unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber ausgeführt; für sein Interesse an meiner Arbeit und die Bereitstellung der nötigen Hilfsmittel möchte ich ihm herzlich danken.

Ferner möchte ich den Laborantinnen, die mir mit Sorgfalt bei meiner Arbeit halfen, besonders Fräulein B. Baumgartner, C. Muser und E. Rudin, herzlich danken. Ebenso danke ich dem Techniker des Instituts, Herrn H. Müller, für seine ständige Hilfsbereitschaft.

Die Gibberelline für meine Experimente wurden mir freundlicherweise von folgenden Personen und Firmen zur Verfügung gestellt: Eli Lilly & Co. (Greenfield, Indiana), Meiji Milk Products Co. Ltd. (Tokyo, Japan), Plant Protection Ltd. (England), Merck & Co. (Rahway, New Jersey) und Dr. F. H. Stodola (US Dept. Agr., Peoria, Illinois). Ihnen allen möchte ich meinen besten Dank aussprechen, besonders Herrn Dr. Edwin F. Alder von Eli Lilly & Co., mit deren Gibberellinsäure fast alle Versuche ausgeführt wurden.

Zitierte Literatur

Referierende Arbeiten

- Brian, P.W., und Grove, J.F., 1957. Gibberellinsäure. Endeavour, **16** (63), 161–171.
 — 1959. Effects of Gibberellins on Plant Growth and Development. Biol. Reviews, **34**, 37–84.
 Stodola, F.H., 1958. Source Book on Gibberellin, 1828–1957. Agric. Res. Service, US Dept. Agr.
 Stowe, B.B., und Yamaki, T., 1957. The History and Physiological Action of the Gibberellins. Ann. Rev. Plant Physiology, **8**, 181–216.
 — — 1959. Gibberellins: Stimulants of Plant Growth. Science, **129**, 807–816.
 Van Overbeek, J., 1959. Auxins. Bot. Rev., **25** (2), 269–350.

Originalliteratur

- Brian, P.W., Elson, G.W., Hemming, H.G., und Radley, M., 1954. The Plant-Growth-Promoting Properties of Gibberellic Acid, a Metabolic Product of the Fungus *Gibberella fujikuroi*. J. Sci. Food Agr., **5** (12), 602–612.
 — und Hemming, H.G., 1955. The Effect of Gibberellic Acid on Shoot Growth of Pea Seedlings. Physiol. Plant., **8**, 669–681.
 — — und Radley, M., 1955. A Physiological Comparison of Gibberellic Acid with some Auxins. Physiol. Plant., **8**, 899–912.
 — — 1957a. A Relation between the Effects of Gibberellic Acid and Indolylacetic Acid on Plant Cell Extension. Nature, **179**, 417.
 — — 1957b. The Effect of Maleic Hydrazide on the Growth Response of Plants to Gibberellic Acid. Ann. appl. Biol., **45** (3), 489–497.
 — — 1957c. Effects of Gibberellic Acid and Kinetin on Growth of Pea Stem Sections. Naturwissenschaften, **44**, 594.
 — — 1958. Complementary Action of Gibberellic Acid and Auxins in Pea Internode Extension. Annals of Botany N.S., **22** (85), 1–17.
 Bukovac, M.J., und Wittwer, S.H., 1956. Gibberellic Acid and Higher Plants I. General Growth Responses. Quart. Bull. Mich. Agr. Exp. Sta. **39**, 307–320.
 Clor, M.A., Currier, H.B., und Stocking, C.R., 1958. Growth Responses Resulting from Gibberellic Acid and 2,4-D Interaction. Bot. Gaz., **120** (2), 80–87.
 Fisher, R.A., 1946. Statistical Methods for Research Workers. 10th ed. London and Edinburgh.
 Galston, A.W., und Hand, M.E., 1949. Studies on the Physiology of Light Action. I. Auxin and the Light Inhibition of Growth. Amer. J. Bot., **36**, 85–94.
 — 1957. Studies on Indoleacetic Acid Oxydase and its Inhibitor in Lightgrown Peas. Plant Physiol., **32**, Supplement XXI.
 — 1958. Gibberellin Transport as a Basis for Gibberellin-Auxin Synergism. Plant Physiol., **33**, Supplement XXXIX.
 Hayashi, T., und Murakami, Y., 1953. Biochemical Studies of «Bakanae» Fungus. XXIX. The Physiological Action of Gibberellin. 5. The Effect on Straight Growth of Etiolated Pea Epicotyl Sections. J. Agr. Chem. Soc. Japan, **27** (10), 675–680.
 — — 1954. The Biochemistry of «Bakanae» Fungus. Part 32. The Physiological Action of Gibberellin VII. Responses of Different Parts of Cereal Grass Leaf to Gibberellin. J. Agr. Chem. Soc. Japan, **28** (7), 543–545.
 — — 1957. Proceedings 1st Japanese Gibberellin Symposium. Tokyo.
 Huber, H., 1951. Über den Einfluß der Belichtung auf die Wuchsstoffempfindlichkeit der Keimstengel von *Cucumis sativus* L. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **61**, 499–538 (Diss. Basel).

- Kato, J., 1958a. Studies on the Physiological Effect of Gibberellin II. On the Interaction of Gibberellin with Auxins and Growth Inhibitors. *Physiol. Plant.*, **11**, 10–15.
- 1958b. Nonpolar Transport of Gibberellin through Pea Stem and a Method for its Determination. *Science*, **128**, 1008–1009.
- und Katsumi, M., 1958. Effect of Gibberellins on IAA-Oxidase. *Naturwissenschaften* **45** (14), 344.
- Kuse, G., 1958. Necessity of Auxin for the Growth Effect of Gibberellin. *The Botanical Magazine, Tokyo*, Vol. **71** (Nr. 838), 151–159.
- Leopold, A.C., und Klein, W.H., 1951. Maleic Hydrazide as an Antiauxin in Plants. *Science*, **114**, 9–10.
- Lockhart, J.A., 1956. Reversal of the Light Inhibition of Pea Stem Growth by the Gibberellins. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash.*, **42** (11), 841–848.
- 1958. The Role of Gibberellin in the Control of Pea Growth by Temperature. *Planta*, **52**, 250–258.
- MacMillan, J., und Suter, P.J., 1958. The Occurrence of Gibberellin A₁ in Higher Plants: Isolation from the Seed of Runner Bean (*Phaseolus multiflorus*). *Naturwissenschaften*, **45** (2), 46.
- Marth, P.C., Audia, W.V., und Mitchell, J.W., 1956. Effects of Gibberellic Acid on Growth and Development of Plants of Various Genera and Species. *Bot. Gaz.*, **118** (2), 106–111.
- Miller, C.O., 1956. Similarity of some Kinetin and Red Light Effects. *Plant Physiol.*, **31**, 318–319.
- Neely, P.M., und Phinney, B.O., 1957. The Use of the Mutant dwarf-1 of Maize as a Quantitative Bioassay for Gibberellin Activity. *Plant Physiol.*, **32**, Supplement XXXI.
- Pfaeltzer, J.W., 1934. Lengtekracht, Groeistof en Groei bij het Coleoptiel van *Avena sativa*. Proefschrift, Utrecht 1934.
- Phinney, B.O., 1956. Growth Response of Single-Gene Dwarf Mutants in Maize to Gibberellic Acid. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, **42**, 185–189.
- West, C.A., Ritzel, M., und Neely, P.M., 1957. Evidence for «Gibberellin-Like» Substances from Flowering Plants. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, **43**, 398–404.
- Pilet, P.E., 1957. Action des Gibberellines sur l'activité auxines-oxydasique de tissus cultivés in vitro. *Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, **245**, 1327–1328.
- und Würglar, W., 1958. Action des gibberellines sur la croissance et l'activité auxines-oxydasique du *Trifolium ochroleucum* Hudson. *Bull. Soc. bot. suisse*, **68**, 54–63.
- Purves, W.K., und Hillman, W.S., 1958. Response of Pea Stem Sections to Indoleacetic Acid, Gibberellic Acid, and Sucrose as Affected by Length and Distance from Apex. *Physiol. Plant.*, **11**, 29–35.
- Radley, M., 1956. Occurrence of Substances Similar to Gibberellic Acid in Higher Plants. *Nature*, **178**, 1070–1071.
- 1958. The Distribution of Substances Similar to Gibberellic Acid in Higher Plants. *Annals of Botany*, **22** (87), 297–307.
- Schoene, D.L., und Hoffmann, O.L., 1949. Maleic Hydrazide, a Unique Growth Regulant. *Science*, **109**, 588–590.
- Schroeder, C.A., und Spector, C., 1957. Effect of Gibberellic Acid and Indoleacetic Acid on Growth of Excised Fruit Tissue. *Science*, **126**, 701–702.
- Scott, R.A., und Liverman, L., 1956. Promotion of Leaf Expansion by Kinetin and Benzylaminopurine. *Plant Physiol.*, **31**, 321–322.

- Sutter, E., 1944. Die chemische Bestimmung des Heteroauxins und Versuche über seine Aufnahme durch die Pflanze. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **54**, 197-244 (Diss. Basel).
- Thimann, K.V., und Bonner, W.D., 1949. Inhibition of Plant Growth by Protoanemonin and Coumarin and its Prevention by BAL. Proc. Nat. Acad. Sci., **35**, 272-276.
- Vlitos, A.J., und Meudt, W., 1957. Relationship between Shoot Apex and Effect of Gibberellic Acid on Elongation of Pea Stems. Nature, **180**, 284.
- West, C.A., und Phinney, B.O., 1957. Purification and Properties of Gibberellin-like Substances from Flowering Plants. Plant Physiol., **32**, Supplement XXXII.

